Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der hohen Philosophischen Facultät der Universität Basel

vorgelegt von

P. LOUIS LOHR
aus Batavia.

Buchdruckerei M. de Waal. — Groningen 1919.

Diss.
Basel
1919.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548209_0113

77306

Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen Philosophischen Facultät der Universität Basel

vorgelegt von

P. LOUIS LOHR

aus Batavia.

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Buchdruckerei M. de Waal. — Groningen 1919.

Genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Abteilung der Philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. *G. Senn* und Dr. *H. Zörnig*.

Basel, den 24. Januar 1919.

Prof. Dr. H. Zörnig, Dekan.

Separatabdruck
von dem
„Recueil des travaux botaniques neérlandais"
Volume XVI. Livraison I.
1919.

MEINER LIEBEN FRAU
UND TREUEN GEHILFIN.

1. Einleitung.

Über den Einfluss der Höhenlage auf den Blattbau der Pflanzen gehen die Meinungen noch immer weit auseinander.

Leist (1889 S. 182) kam zu dem Resultat, dass die in den Alpen an freien, sonnigen Standorten gewachsenen Blätter in Bezug auf Form und Struktur ihres Mesophylls mit den Schattenblättern der Ebene übereinstimmen, dass sie also die für die Schattenformen charakteristischen Veränderungen erleiden.

Im Gegensatz hiezu fand Wagner (1892 S. 545), dass die Blätter der Alpenpflanzen eine unverkennbare Anpassung an gesteigerte Assimilationstätigkeit zeigen. Sie sind charakterisiert einerseits durch eine Verlängerung oder Vermehrung der Palissaden und eine im Allgemeinen lockere Blattstruktur, anderseits durch das Vorkommen zahlreicher Spaltöffnungen an der Oberseite, besonders von dorsiventralen Blättern.

Bonniers (1890, 1895) sorgfältige anatomische Untersuchungen führten zu dem Resultat, dass in bedeutenden Höhen die Blätter stärker behaart und relativ dicker sind, als bei den Arten, welche in der Ebene gewachsen sind. Auch das Palissadengewebe entwickelt sich stärker, sei es, dass die einzelnen Zellen länger und schmäler werden, oder, dass die Zahl der Schichten eine grössere ist.

Im Jahre 1895 hat sodann Stenström eine theoretisch-kritische Beurteilung der Versuchsergebnisse und Deduktionen Leists, Wagners und Bonniers veröffentlicht.

Seine Arbeit leidet indessen unter dem Umstand, dass sie bloss auf theoretischer Überlegung beruht, und keine neuen Beobachtungen oder experimentellen Tatsachen enthält.

Überhaupt scheinen mir die Grundlagen für die von Leist und Wagner abgeleiteten Schlüsse über die Anpassung der Alpenpflanzen an einzelne Faktoren des Alpenklimas und über die physiologischen Funktionen der Alpenpflanzen überaus unsicher zu sein. Denn das Alpenklima [1]) als solches beeinflusst die Pflanzen in so komplexer Weise, dass die Wirkung der einzelnen Faktoren, (Temperatur, Lichtintensität, Feuchtigkeitsgehalt der Luft und des Bodens) nicht aus der Anatomie einer mehr oder weniger grossen Zahl von Alpenpflanzen herausgelesen werden kann. Ich beschränke mich deshalb darauf, zunächst die wichtigsten anatomischen Eigenschaften bei einer möglichst grossen Zahl von Alpenpflanzen rein statistisch festzustellen. Sodann habe ich mich bemüht, mangels eigener Kulturversuche die Versuche zu analysieren, welche sozusagen die Natur angestellt hat, indem ich dieselbe Species von möglichst vielen und verschiedenen Standorten der Alpen und der Ebene mit einander verglich und die Schlüsse zu ziehen versuchte, die sich mit Sicherheit daraus ergaben.

Dass Leist (S. 85) im Grunde von denselben Voraussetzungen ausgeht wie ich, ergibt sich aus seiner Einleitung, wo er sagt: „Grössere und kleinere Erdwälle, Steinblöcke, ja auch kleinere Steine, unter deren Schutz eine kleine Pflanze vegetiert, genügen um den anatomischen Bau zu influenzieren." Aus seiner Abhandlung geht aber hervor, dass er sich an diesen Satz nicht gehalten hat. So berücksichtigt er in seiner Arbeit die typischen Schat-

[1]) Da das Alpenklima schon an so vielen Stellen (Hann (1915), Schröter (1908) und Maurer, Billwiller, Hess (1909) beschrieben worden ist, setze ich es als bekannt voraus und verzichte auf eine nochmalige Darstellung.

tenpflanzen der Alpen überhaupt nicht. Wo er echte Sonnenpflanzen untersucht, nämlich die Pflanzen am Rande des Steingletschers (S. 40), hebt er zwar ausdrücklich hervor, dass sie einen ausgeprägteren Sonnentypus zeigen, als die anderen Alpenpflanzen, behandelt sie aber als Ausnahmen, welche durch die stärkere Transpiration verursacht seien. Gerade diese Moränenpflanzen sind aber offenbar die einzigen typischen alpinen Sonnenpflanzen gewesen, die er untersucht hat.

Einen ähnlichen Fehler begeht auch Wagner. Er sagt (S. 488): „Da hauptsächlich von den stark besonnten Regionen der Alpen ein besonderer Einfluss auf den Blattbau zu erwarten war, so wurden nur Sonnenpflanzen in die Untersuchungen mit einbezogen, und selbstverständlich auch von den Exemplaren aus dem Tale oder aus dem botanischen Garten nur die einer starken Insolation ausgesetzten beachtet." Wagner hat also eine sehr spezielle biologische Gruppe von Alpenpflanzen untersucht; man kann sie die Sonnenpflanzen der Alpen nennen.

Unter diesen Umständen ist es verständlich, dass beide Forscher zu entgegengesetzten Resultaten gelangt sind. Ob und wie diese miteinander in Einklang gebracht werden können, soll meine Arbeit entscheiden.

Die Untersuchungen der Ebenenpflanzen führte ich im Botanischen Institut der Universität Basel aus, diejenigen an Pflanzen der alpinen Region in Adelboden (Berneroberland 1350 M.) und in einem alpinen Laboratorium auf Muottas Muraigl (Oberengadin 2450 M.) und zwar in den Sommern 1917 und 1918.

Die Nomenclatur und systematische Anordnung der Pflanzen wurde nach Schinz und Keller (dritte Auflage 1909) durchgeführt.

Ich möchte hier allen denjenigen danken, welche meine Arbeit in irgend einer Weise gefördert haben: in erster

Linie Herrn Prof. Dr. G. Senn, der mich zu den folgenden Untersuchungen angeregt und mir während der Arbeit manche wertvolle Hilfe geleistet hat. Ausserdem danke ich Herrn Prof. Dr. E. Giltay, Wageningen (Holland), der mir bei der mikroskopischen Durchsicht meiner Praeparate behilflich war, ebenso Herrn Prof. Dr. K. Bassalik in Pulawy und Frl. Dr. M. Henrici, die mir beim Sammeln des Pflanzenmaterials halfen.

2. Methodik.

Um in den anatomischen Bau der Blätter von Ebenen- und Alpenpflanzen einen Einblick zu erhalten, habe ich zunächst an Quer- und Längsschnitten die Dicke des Blattes, sowie die Dicke des Palissaden- und Schwammgewebes mit dem Mikrometer gemessen und davon die Mittelwerte bestimmt. Um diese unter einander vergleichbar zu machen, habe ich diese Mittelwerte in Prozente der Durchschnittsdicke des Blattes umgerechnet.

Da jedoch das anatomische Bild nur teilweise ein zahlenmässiges Resultat liefert, musste ich, um festzustellen, ob der Blattbau locker oder dicht sei, eine Methode anwenden, welche durch Zahlen genau ausdrückbare Grössen liefert. Hiezu diente die von Unger (1854) eingeführte Injektionsmethode, die ich mit einer kleinen Modifikation anwandte.

Die Bestimmung des Interzellularvolumens wurde auf folgende Weise ausgeführt: Von den zu untersuchenden Blättern habe ich zunächst den Blattstiel entfernt und das Frischgewicht in einem Wägefläschchen bestimmt. Um etwa anhaftende Tautröpfchen zu entfernen, strich ich Unter- und Oberseite mit einem Stück Filtrierpapier sanft trocken. Nach der Bestimmung des Frischgewichtes wurde das Blatt mittelst einer Luftpumpe mit Wasser injiziert. Ob die Luft der Interzellularräume durch Wasser ganz verdrängt war, konnte man dadurch konstatieren, dass die Farbe des Mesophylls im durchfallenden Licht gleichmässig hellgrün geworden war. Hernach wog ich das Blatt wieder im Wägefläschchen, nachdem ich alles anhaftende Wasser auf obenbeschriebene Weise schnell und vorsichtig entfernt

hatte, sodass die Gewichtszunahme des Blattes ausschliesslich durch die in die Interzellularräume eingedrungene Wassermenge verursacht war.

Diese Erhöhung des Frischgewichts konnte ohne besondere Umrechnung als das Volum der Interzellularräume des Blattes aufgefasst werden, weil der von Unger eingeführte Umrechnungsfaktor so klein ist, dass das Ergebnis praktisch dasselbe bleibt, wenn er weggelassen wird.

Die Volumbestimmungen wurden bei Laboratoriumstemperatur ausgeführt.

Das Volum des Blattes habe ich statt mit einer hydrostatischen Wage, die Unger anwendete, mittelst der Bürette festgestellt, wodurch die Bestimmung des Interzellularvolumens stark abgekürzt wurde, ohne dass das Ergebnis wesentlich beeinflusst worden wäre. Es versteht sich von selbst, dass ich mit dem Ablesen des Meniskus in der Bürette wartete, bis die mit dem Untertauchen des Blattes mitgeführten Luftbläschen verschwunden waren. Da ich die Volumbestimmung erst nach der Wasserinjektion der Blätter ausführte, haftete ihnen überhaupt nicht mehr viel Luft an.

Von jeder Pflanze wurde die Bestimmung mit mindestens 3 Blättern ausgeführt. Den mittleren Wert dieser 3 Bestimmungen betrachte ich als das Volum der Interzellularräume des Blattes. Diese mittleren Werte habe ich, um sie bei verschiedenen Blättern gegenseitig vergleichen zu können, in Prozente des Blattvolumens umgerechnet.

Da die Volumbestimmung sehr kleiner Blätter (z. B. *Empetrum nigrum*, *Eritrichium nanum*, etc.) durch blosses Eintauchen in die Bürette keine sicheren Resultate lieferte, bestimmte ich ihr Volumen auf folgende Weise.

Aus feinem Draht wurden kleine Körbchen mit Deckel hergestellt, deren Volumen in der Bürette bestimmt wurde. Darauf wurde eine bestimmte Anzahl der zu untersuchenden Blättchen in das Körbchen gebracht und das Volumen von Körbchen und Blättchen wieder in der Bürette fest-

gestellt. Die Differenz der beiden Volumina ergab das Gesammtvolumen der Blättchen.

Dass seiner Methode Fehler anhaften, hat Unger selbst festgestellt, jedoch bemerkt Stahl (1883 S. 10) mit Recht, dass sie für biologische Zwecke vollkommen ausreiche.

Um zu wissen, welche Differenzen im Interzellulargehalt wirklich vorhanden und welche bloss durch die Ungenauigkeit der Methode verursacht sind, habe ich bei verschiedenen Pflanzenspecies die Fehlergrenze der Methode bestimmt. Zu diesem Zwecke wurde jeweilen eine grosse Zahl (6 bis 50) gleichaltriger Blätter derselben Spezies injiziert und nachher der Mittelwert des Interzellularvolums bestimmt.

Unter Anwendung der Formel (Kohlrausch 1914 S. 2) $\varepsilon = \pm \sqrt{\frac{S}{n-1}}$, worin n die Anzahl der einzelnen Bestimmungen und S die Summe der Fehlerquadrate bezeichnet, kann der mittlere Fehler ε der einzelnen Messung festgestellt werden.

So fand ich als Fehlergrenze:

Tabelle I.

Untersuchte Pflanzen.	Anzahl der verwendeten Blätter.	ε.
Alchemilla vulgaris alpestris alte Blätter	38	± 3
„ „ „ junge „	40	± 2
Primula viscosa alte „	48	± 3
„ „ junge „	46	± 3.5
Taraxacum officinale Ebenenpflanzen	10	± 3
„ „ Alpenpflanzen	12	± 3
Anthyllis Vulneraria	7	± 4
Bellis perennis junge Blätter) Ebenen-	6	± 4
„ „ alte „) pflanzen	6	± 3
„ „ junge „) Alpen-	6	± 3
„ „ alte „) pflanzen	6	± 3
Empetrum nigrum	20 × 30	± 3

Man darf also die Fehlergrenze von jeder Injektion als ± 3.5 annehmen und muss demgemäss Blätter, welche sich nicht mehr als um diesen Betrag unterscheiden, als gleich dicht gebaut betrachten.

Da es sich bei der Untersuchung der Alpenpflanzen hauptsächlich auch um die Frage handelt, ob sie Sonnen- oder Schattenblätter besitzen, und da sich diese auch durch das Verhältnis ihres Trockengewichts zum Frischgewicht unterscheiden (vergl. Géneau de Lamarlière 1892 S. 485), habe ich von allen untersuchten Pflanzen auch das Trockengewicht festgestellt. Zu diesem Zwecke wurden die Blätter, die zur Bestimmung des Interzellularvolums gedient hatten, während mehrerer Stunden im Trockenschrank bei 105° C. zu konstantem Gewicht getrocknet und nach Abkühlung gewogen. Zur Vergleichung der Werte verschiedener Spezies wurde dieses Trockengewicht auf 100 mgr. Frischgewicht berechnet.

Da sich der anatomische Bau der Blätter im Laufe ihrer Entwicklung ändert, habe ich stets Blätter gleichen Alters untersucht und mit einander verglichen. Denn es ist bekannt, dass die jungen Blätter z.B. immer ein kleineres Interzellularsystem besitzen als die älteren. Dies zu illustrieren mögen folgende Beispiele dienen:

Tabelle 2.

Interzellularvolumen in Prozenten des Blattvolumens von jungen und alten Blättern.

No.		Name.	alte Blätter.	junge Blätter.
12	12a	*Salix retusa*	24	13
24	24a	*Polygonum viviparum*	16	9
28	28a	*Rumex scutatus*	28	19
44	44a	*Silene inflata*	14	10

Weitere Angaben finden sich in der Haupttabelle unter No.: 60*a*, 66*a*, 83*a*, 112*a*, 120*a*, 138*a*, 139*a*, 180*a*, 181*a*, 195*a*, 236*a*, 239*a*, 257*a*, 262*a*, 282*a*, 318*a*, 324*a*, 326*a*, 333*a*, 336*a*, 337*a*, 347*a*, 354*a*, 365*a*, 378*a*.

Ob Leist, Wagner und Bonnier bei der Vergleichung ihrer Objekte das Alter der Blätter immer in Betracht gezogen haben, ist anzunehmen, obwohl dies aus keiner Stelle ihrer Abhandlungen hervorgeht.

3. Anatomische Eigenschaften der Blätter von Pflanzen verschiedener Alpen- und Ebenenstandorte.

a. Dicke der Blätter.

Bezüglich der Blattdicke steht die Ansicht Wagners, dass die Blätter in bedeutender Höhe im Allgemeinen dicker, der Behauptung Leists gegenüber, dass sie dünner werden.

Ich habe aus meiner allgemeinen Tabelle alle diejenigen Pflanzen, von denen ich Individuen verschiedener Standorte untersucht habe, herausgezogen und unter Berücksichtigung verschiedener Exposition, sodann der Höhe bei gleicher Exposition und des verschiedenen chemischen Untergrundes mit einander verglichen.

α. Einfluss der Exposition.

Da die Exposition oder die Lage des Standortes zur Himmelsrichtung auf verschiedene Faktoren, wie z.B. die Bodentemperatur von grossem Einfluss ist, habe ich beim Sammeln der Pflanzen auf die Exposition stets genau geachtet.

Von den 62 bei verschiedener Exposition gewachsenen Pflanzen, zeigen 42 [1]) oder 68 % auf Süd-Exposition dickere

[1]) No. 18—19 Oxyria digyna.
23—24 Polygonum viviparum.
47—46 Stellaria media.
49—48 Aconitum Napellus.
54—55 Ranunculus alpestris.
56—57 Ranunculus alpestris.
59—60 „ glacialis.
64—63 Arabis alpina.
69—70 Biscutella laevigata.
81—82 Saxifraga Aïzoön.

Blätter als bei Nord-Exposition, während 20 [1]) oder 32 % bei Nord-Exposition grössere Blattdicke zeigen als bei Süd-Exposition. Das Verhalten der letztgenannten Pflanzen stimmt nun nicht mit der von Stahl (1883 S. 182) nachgewiesenen Tatsache überein, dass die Schattenblätter dünner sind als die Sonnenblätter. Dagegen deckt es sich mit den Erfahrungen von Bonnier (1890 S. 544) nach denen gewisse Pflanzen tieferer Standorte in die Alpenregion versetzt dünnere Blätter bilden, weil, wie sich Bonnier ausdrückt: „Une même espèce peut donc présenter pour certains caractères un optimum d'altitude, qui correspond au maximum des variations de ces caractères".

83—85	Saxifraga Aïzoön.	241—242	Soldanella alpina.
87—89	„ aïzoïdes.	246—248	Gentiana Clusii.
90—91	„ „	270—271	Linaria alpina.
95—94	„ bryoïdes.	273—272	„ „
104—105	„ Seguieri.	275—276	Pedicularis verticillata.
115—116	Alchemilla Hoppeana.	293—294	Plantago alpina.
122—123	Dryas octopetala.	308—307	Campanula rotundifolia.
130—129	Potentilla aurea.	312—313	Phyteuma orbiculare.
139—137	Anthyllis Vulneraria.	316—317	Achillea atrata.
161—160	Trifolium badium.	327—328	Aronicum scorpioïdes.
177—179	Viola biflora.	333—334	Aster alpinus.
182—183	„ calcarata.	340—343	Chrysanthemum alpinum.
218—217	Vaccinium Vitis idaea.	348—349	Erigeron alpinus.
220—219	„ „ „	367—369	Leucanthemum vulgare.
228—227	Primula Auricula.	374—375	Solidago Virga aurea.
239—240	„ viscosa.	380—381	Taraxacum officinale.

[1]) No. 5—4 Salix herbacea.
No. 31—32 Cerastium uniflorum.
43—42 Silene inflata.
71—72 Cardamine alpina.
107—106 Saxifraga stellaris.
166—165 Trifolium Thalii.
189—188 Epilobium Fleischeri.
193—195 Meum Mutellina.
215—213 Vaccinium uliginosum.
238—237 Primula integrifolia.
249—250 Gentiana nivalis.
263—260 Thymus Serpyllum.
267—265 Bartsia alpina.
319—320 Achillea moschata.
344—345 Chrysanthemum atratum.
353—354 Gnaphalium norvegicum.
365—363 Homogyne alpina.
362—364 „ „
371—372 Senecio carniolicus.
378—377 Taraxacum officinale.

Bleibt die Lichtintensität und die parallel mit ihr sich ändernden Faktoren (Temperatur, Luftfeuchtigkeit) unter diesem Optimum oder übersteigt sie dasselbe, so wird die Blattdicke schwächer entwickelt als bei der optimalen Intensität.

Bei *Urtica dioeca* konstatierte ich an Pflanzen von gleicher Exposition (Süd) bei 1920 M. eine Zunahme der Blattdicke gegenüber dem Ebenenstandort (460 M.), während die Blätter aus einer Höhe von 2450 M. wieder dünnere Blätter, wie diejenigen vom Ebenen-Standort zeigten.

Dasselbe gilt auch für *Gypsophila repens*. Da diese Pflanze von Urgestein stammte, wo sie nach Anmerkung 2 S. 22 dickere Blätter bildet als auf Kalkboden, kann ihre in der Höhe geringere Blattdicke nicht auf den Einfluss des Untergrundes zurückgeführt werden.

Für die von mir untersuchten Alpenpflanzen, welche bei Nord-Exposition dickere Blätter bilden als bei Süd-Exposition, liegt also offenbar das Optimum bedeutend niedriger als bei den 68 %, welche bei Süd-Exposition dickere Blätter zeigen.

β. *Einfluss der Höhe auf die Blattdicke bei gleicher Exposition.*

Aus meiner Haupttabelle geht hervor, dass von 99 Spezies 67 [1]) oder 68 % mit zunehmender Höhe eine

[1]) No. 15—16 Urtica dioeca.
22—24 Polygonum viviparum.
27—28 Rumex scutatus.
35—36 Gypsophila repens.
41—42 Silene inflata.
45—46 Stellaria media.
54—56 Ranunculus alpestris.
55—57 „ „
58—60 Ranunculus glacialis.
66—67 Arabis coerulea.
74—75 Cardamine resedifolia.
77—78 Hutchinsia alpina.
86—91 Saxifraga aïzoïdes.
92—93 „ aspera.
106—108 „ stellaris.
109—113 Parnassia palustris.

deutliche Zunahme der Blattdicke aufweisen. Im Gegensatz hiezu zeigen 18 [1]) oder 18 % eine Abnahme. Bei 8

117—120 Alchemilla vulgaris alpestris.
121—123 Dryas octopetala.
124—126 Geum rivale.
131—133 Potentilla erecta.
136—137 Anthyllis Vulneraria.
140—143 Hedysarum obscurum.
144—146 Hippocrepis comosa.
147—149 Lotus corniculatus.
152—153 Onobrychis viciifolia.
154—155 Oxytropis campestris.
157—159 Trifolium alpinum.
163—164 „ repens.
167—168 Geranium Robertianum.
169—170 Linum catharticum,
171—172 Polygala vulgaris.
174—176 Helianthemum nummularium.
177—180 Viola biflora.
181—183 „ calcarata.
184—185 Daphne Mezereum.
186—187 Epilobium alpinum.
190—191 Athamanta cretensis.
198—199 Pyrola rotundifolia.
206—210 Vaccinium Myrtillus.
224—226 Androsace Chamaejasme.
229—230 Primula elatior.
246—247 Gentiana Clusii.
253—254 Eritrichium nanum.
255—257 Myosotis alpestris.
260—264 Thymus Serpyllum.
284—285 Veronica aphylla.
286—287 „ Beccabunga.
291—294 Plantago alpina.
298—299 Valeriana officinalis.
300—301 Knautia silvatica.
302—304 Campanula barbata.
309—310 „ Scheuchzeri.
311—313 Phyteuma orbiculare.
317—318 Achillea atrata.
321—324 Antennaria dioeca.
325—326 Arnica montana.
327—329 Aronicum scorpioïdes.
338—339 Bellidiastrum Michelii.
341—343 Chrysanthemum alpinum.
351—352 Erigeron uniflorus.
355—356 Hieracium Auricula.
358—360 „ Pilosella.
362—365 Homogyne alpina.
363—364 „ „
366—369 Leucanthemum vulgare.
374—376 Solidago Virga aurea.
377—381 Taraxacum officinale.

---

[1]) No. 20—21 Polygonum Bistorta.
29—30 Chenopodium Bonus Henricus.
32—33 Cerastium uniflorum.
49—52 Aconitum Napellus.
61—62 Trollius europaeus.
63—65 Arabis alpina.
81—83 Saxifraga Aïzoön.
87—90 „ aïzoïdes.
138—139 Anthyllis Vulneraria.
150—151 Medicago lupulina.
193—194 Meum Mutellina.
222—223 Androsace alpina.
270—273 Linaria alpina.
276—278 Pedicularis verticillata.
305—306 Campanula cochleariifolia.
332—335 Aster alpinus.
346—347 Crepis aurea.
378—380 Taraxacum officinale.

Pflanzen [1]) oder 8 % bleibt die Blattdicke in verschiedenen Meereshöhen unverändert. Schliesslich konnte bei 6 Pflanzen [2]) oder 6 % keine Gesetzmässigkeit festgestellt werden.

Unter diesen 99 Spezies zeigen von den 71 bei Süd-Exposition gewachsenen Pflanzen 53 oder 75 %, von den 22 bei Nord-Exposition gewachsenen 14 oder 64 % mit zunehmender Meereshöhe eine Zunahme der Blattdicke. Daraus geht hervor dass nicht nur bei Süd-, sondern auch bei Nord-Exposition die Blattdicke mit zunehmender Meereshöhe zunimmt. Allerdings ist die Zahl der von mir bei Nord-Exposition gesammelten Pflanzen sehr klein; meine daraus gezogene Schlussfolgerung bedarf deshalb noch der Bestätigung.

Im Allgemeinen konstatierte ich also eine deutliche Zunahme der Blattdicke mit der Höhe, also eine Bestätigung von Wagners Befunden.

Unter den Pflanzen, welche mit zunehmender Höhe eine Abnahme der Blattdicke aufweisen, finden sich mehrere Arten, für die dies auch Leist festgestellt hat. Es sind dies:

Chenopodium Bonus Henricus
Arabis alpina
Saxifraga Aïzoön
Linaria alpina
Taraxacum officinale

In Bezug auf diese Pflanzen stimmen also meine Resultate mit den Angaben Leists überein, bei *Saxifraga*

[1]) No. 97—99 Saxifraga moschata.
160—162 Trifolium badium.
201—203 Rhododendron hirsutum.
207—208 Vaccinium Myrtillus.
265—266 Bartsia alpina.
271—272 Linaria alpina.
289—290 Globularia cordifolia.
314—315 Phyteuma pedemontanum.

[2]) No. 6 ff. Salix retusa.
80 ff. Saxifraga Aïzoön.
211 ff. Vaccinium uliginosum.
216 ff. Vaccinium Vitis idaea.
231 ff. Primula farinosa.
279 ff. Veronica alpina.

Aïzoön allerdings nur dann, wenn man Pflanzen von gleicher Bodenart vergleicht.

Im Gegensatz zu Leist konstatierte ich Zunahme bei:
Gypsophila repens
Biscutella laevigata (bei verschiedener Exposition)
Alchemilla vulgaris alpestris
Lotus corniculatus
Arnica montana

Keinen deutlichen Einfluss der Höhe auf die Blattdicke fand ich bei *Globularia cordifolia*, bei welcher Leist eine Abnahme verzeichnet.

Im Abschnitt über den Einfluss der Exposition auf die Blattdicke habe ich darauf hingewiesen (S 14) dass, wo bei höherer Lichtintensität etc. die Dicke eines Blattes abnimmt, mit Bonnier (1890) angenommen werden muss, dass für diese Spezies diejenige Intensität der Sonnenstrahlung, welche Zunahme der Blattdicke hervorruft, schon überschritten ist. Man hat es also in diesen Fällen in Bezug auf die Blattdicke schon mit Kümmerformen zu tun. Dies ist offenbar der Fall bei *Taraxacum officinale*, *Chenopodium Bonus Henricus* und sehr wahrscheinlich auch bei *Arabis alpina*, welch letztere allerdings eher als Schattenpflanze denn als Sonnenpflanze bezeichnet werden muss.

Auch unter den Pflanzen Leists, die ich nicht untersucht habe, befinden sich typische Schattenpflanzen, z. B. *Saxifraga cuneïfolia* und *Saxifraga rotundifolia*. Die übrigen:
Echium vulgare
Solanum tuberosum
Lactuca sativa
Brassica Rapa
Acer Pseudoplatanus
Fagus silvatica
Atriplex patula
Stellaria media
sind dagegen in der Ebene und an ihren subalpinen Stand-

orten gerade wie *Taraxacum* und *Chenopodium* als Sonnenflanzen zu bezeichnen, für welche aber die in eigentlich alpinen Höhen herrschende Strahlung offenbar zu intensiv ist, sodass sie sich daselbst als Kümmerformen entwickeln.

Bei ausgesprochenen Alpenpflanzen wird aber auch in bedeutender Höhe diejenige Intensität der Sonnenstrahlung offenbar nicht erreicht, welche eine Abnahme der Blattdicke erzeugen könnte; letztere zeigt also bei zunehmender Höhe und gleicher Exposition eine Zunahme.

Damit ist der Widerspruch zwischen den von Leist und Wagner in Bezug auf die Blattdicke erhaltenen Resultaten in der Hauptsache aufgeklärt.

γ. *Einfluss des Bodens.*

Bei einzelnen Spezies, welche an gleichartigen Standorten mit gleicher Exposition wuchsen, fand ich oft einen sehr deutlichen Unterschied in der Blattdicke, besonders zwischen Pflanzen aus den nordalpinen Kalkalpen (Adelboden) und aus dem centralalpinen Urgesteinsgebirge (Muottas Muraigl).

Aus der Haupttabelle geht hervor, dass von den 35 bei Süd-Exposition gewachsenen Pflanzen 13 Exemplare [1]) oder 37 %, von den 14 bei Nord-Exposition gewachsenen Pflanzen 5 [2]) oder 36 % auf Kalkboden, dickere Blätter zeigen als dieselben Pflanzen von Urgestein. Dagegen

[1]) No. 11—13 Salix retusa.
16—17 Urtica dioeca.
42—44 Silene inflata.
49—52 Aconitum Napellus.
82—84 Saxifraga Aïzoön.
89—91 „ aïzoïdes.
217—221 Vaccinium Vitis idaea.
234—236 Primula farinosa.
276—278 Pedicularis verticillata.
279—281 Veronica alpina.
334—335 Aster alpinus.
346—347 Crepis aurea.
379—381 Taraxacum officinale.

[2]) No. 81—83 Saxifraga Aïzoön.
87—90 Saxifraga aïzoïdes.
193—194 Meum Mutellina.
270—273 Linaria alpina.
305—306 Campanula cochleariifolia.

wiesen von den 35 bei Süd-Exposition gewachsenen Pflanzen 22 [1]) oder 63 %, von den 14 bei Nord-Exposition gewachsenen Pflanzen 9 [2]) oder 64 % auf Urgestein dickere Blätter auf, als dieselben Spezies auf Kalkboden. Es ergibt sich also, dass von 49 auf beiden Bodenarten gesammelten Pflanzen 31 auf Urgestein, 18 auf Kalk dickere Blätter bilden. Da die Zahl der untersuchten Spezies klein und der Unterschied im Umfang beider Kategorien nur gering ist, lege ich auf diese Ergebnisse keinen grossen Wert. Immerhin geht aus ihnen hervor, dass bestimmte Spezies für die Ausbildung der Blattdicke entweder auf Kalk oder auf Urgestein bessere Bedingungen finden ohne dass jedoch alle diese Spezies sonst als kalk- oder kieselhold bezeichnet werden müssen.

b. Struktur der Epidermis.

α. Dicke der Kutikula.

Ich bin mit Leist darin einverstanden, dass die alpinen

[1]) No. 35—37 Gypsophila repens.
58—60 Ranunculus glacialis.
66—67 Arabis coerulea.
106—108 Saxifraga stellaris.
118—120 Alchemilla vulgaris alpestris.
132—133 Potentilla erecta.
141—143 Hedysarum obscurum.
145—146 Hippocrepis comosa.
148—149 Lotus corniculatus.
154—155 Oxytropis campestris.
157—159 Trifolium alpinum.
175—176 Helianthemum nummularium.
213—214 Vaccinium uliginosum.
224—226 Androsace Chamaejasme.
255—257 Myosotis alpestris.
292—294 Plantago alpina.
309—310 Campanula Scheuchzeri.
317—318 Achillea atrata.
322—323 Antennaria dioeca.
325—326 Arnica montana.
338—339 Bellidiastrum Michelii.
368—369 Leucanthemum vulgare.

[2]) No. 8—12 Salix retusa.
27—28 Rumex scutatus.
110—112 Parnassia palustris.
111—113 „ „
178—180 Viola biflora.
198—199 Pyrola rotundifolia.
218—220 Vaccinium Vitis idaea.
327—329 Aronicum scorpioïdes.
362—365 Homogyne alpina.

Blätter eine deutlich stärker entwickelte Kutikula besitzen als die Pflanzen tieferer Standorte. So zeigt z.B. *Saxifraga Aïzoön* in Süd-Exposition bei 1980 M. eine Kutikuladicke von 10 μ, bei 2300 M. von 19 μ, bei 2420 M. von 40 μ.

Im Allgemeinen zeigten die Pflanzen von über 2000 M. bei Süd-Exposition eine sehr dicke Kutikula, z. B.:

Tabelle 3.

No.	Name.	Höhe M.	Kutikula oben μ.	Kutikula unten μ.
99	*Saxifraga moschata* . .	3000	8	8
101	„ *oppositifolia* .	2800	9	9
200	*Arctostaphylos Uva ursi* .	2400	11	6
369	*Leucanthemum vulgare* .	2300	12	12

β. *Dicke der Epidermis.*

Im Allgemeinen sind die Epidermiszellen der Blattoberseite dicker und länger gestreckt als diejenigen der Unterseite; letztere zeigen vielmehr eine runde Form.

Aus meiner Haupttabelle geht hervor, dass von den 92 Pflanzenarten, 46 [1]) oder 50 % eine Zunahme,

[1]) No. 15 Urtica dioeca.
26 Rumex scutatus.
29 Chenopodium Bonus Henricus.
45 Stellaria media.
48 Aconitum Napellus. (Nord-Exp.).
54 Ranunculus alpestris.
61 Trollius europaeus.
63 Arabis alpina.
66 „ coerulea.
80 Saxifraga Aïzoön.
86 „ aïzoïdes.
92 „ aspera.
106 „ stellaris.
121 Dryas octopetala.
124 Geum rivale.
131 Potentilla erecta.
144 Hippocrepis comosa.
150 Medicago lupulina.
152 Onobrychis viciifolia.
154 Oxytropis campestris.
157 Trifolium alpinum.
163 „ repens.
167 Geranium Robertianum.
169 Linum catharticum.
171 Polygala vulgare.
190 Athamanta cretensis.
193 Meum Mutellina.
206 Vaccinium Myrtillus.
211 „ uliginosum.

21 [1]) oder 23 % eine Abnahme der Epidermisdicke mit zunehmender Meereshöhe und gleicher Exposition zeigen, während 17 [2]) oder 18 % keinen Unterschied aufweisen. Für 8 [3]) oder 9 % konnten keine bestimmten Beziehungen festgestellt werden.

216 Vaccinium Vitis idaea.
222 Androsace alpina.
229 Primula elatior.
231 „ farinosa.
245 Bartsia alpina.
271 Linaria alpina (Süd-Exp.).
276 Pedicularis verticillata.
279 Veronica alpina (Süd-Exp.).
289 Globularia cordifolia.
305 Campanula cochleariifolia.
309 „ Scheuchzeri.
311 Phyteuma orbiculare.
314 „ pedemontanum.
325 Arnica montana.
352 Aster alpinus.
338 Bellidiastrum Michelii.
377 Taraxacum officinale.

---

[1]) No. 41 Silene inflata.
48 Aconitum Napellus (Süd-Exp.).
58 Ranunculus glacialis.
74 Cardamine resedifolia.
77 Hutchinsia alpina.
117 Alchemilla vulgaris alpestris.
174 Helianthemum nummularium.
181 Viola calcarata.
186 Epilobium alpinum.
224 Androsace Chamaejasme.
246 Gentiana Clusii.
253 Eritrichium nanum.
279 Veronica alpina (Nord-Exp.).
284 „ aphylla.
298 Valeriana officinalis.
327 Aronicum scorpioïdes.
346 Crepis aurea.
351 Erigeron uniflorus.
358 Hieracium Pilosella.
362 Homogyne alpina.
374 Solidago Virga aurea.

---

[2]) No. 20 Polygonum Bistorta.
22 Polygonum viviparum.
35 Gypsophila repens.
140 Hedysarum obscurum.
147 Lotus corniculatus.
160 Trifolium badium.
177 Viola biflora.
184 Daphne Mezereum.
198 Pyrola rotundifolia.
201 Rhododendron hirsutum.
243 Gentiana asclepiadea.
271 Linaria alpina (Nord-Exp.).
291 Plantago alpina.
300 Knautia silvatica.
302 Campanula barbata.
321 Antennaria dioeca.
355 Hieracium Auricula.

---

[3]) No. 6 Salix retusa.
97 Saxifraga moschata.
109 Parnassia palustris.
136 Anthyllis Vulneraria.
255 Myosotis alpestris.
260 Thymus Serpyllum.
340 Chrysanthemum alpinum.
366 Leucanthemum vulgare.

Eine durchgehends grössere Dicke der Epidermis bei den Sonnenblättern, wie sie Géneau de Lamarlière angibt, konnte ich also nicht feststellen. Freilich fand ich bei *Vaccinium Vitis idaea* und *Homogyne alpina*, welche bloss auf der Unterseite des Blattes Spaltöffnungen besitzen, sowohl bei Sonnen- als bei Schattenblättern die Oberepidermis jedesmal dicker als die Unterepidermis.

Übrigens bin ich mit Wagner darin einverstanden, dass sich bezüglich der Form und Grösse der Epidermiszellen zwischen Alpen- und Ebenenpflanzen keine bestimmte Regel formulieren lässt. Dagegen konnte ich feststellen, dass die Schattenblätter der Alpenpflanzen im Vergleich zu den Sonnenblättern eine viel prägnantere Wellung der Epidermis-Seitenwände zeigen.

Dies stimmt mit der Angabe von Nordhausen (1912 S. 500, 495) überein, dass die Wellung der epidermalen Querwände ein charakteristisches Schattenblattmerkmal bildet. „Die stärkste Wellung findet sich am ersten Blatt des Schattentriebes, die geringste b.z.w. glatte Zellwände am letzten Blatt des Sonnentriebes."

Papillen fand ich nur in vereinzelten Fällen, wie bei *Rhododendron ferrugineum*, *Primula farinosa*, *Euphrasia minima* und *Saxifraga moschata*.

γ. *Verteilung der Spaltöffnungen.*

Während Leist die Frage nach der Verteilung der Stomata gar nicht und Bonnier nur wenig studiert hat, widmet ihr Wagner besondere Aufmerksamkeit und zieht aus seinen Untersuchungen den Schluss, dass die überwiegende Mehrzahl von Alpenpflanzen auf der Oberseite des Blattes mehr Stomata besitze als auf der Unterseite.

Auch ich habe eine ähnliche Einteilung meiner Versuchspflanzen durchgeführt. Von den 163 von mir untersuchten

Spezies zeigten 88 [1]) oder 54 % eine an Stomata reichere

[1]) No. 1 Agrostis vulgaris.
2 Polygonatum verticillatum.
3 Veratrum album.
6 bis 13 Salix retusa.
18 „ 19 Oxyria digyna.
20 „ 21 Polygonum Bistorta.
22 „ 24 „ viviparum.
25 Rumex Acetosella.
26 bis 28 Rumex scutatus.
29 „ 30 Chenopodium Bonus Henricus.
31 „ 33 Cerastium uniflorum.
34 Cerastium strictum.
38 Minuartia sedoides.
39 Moehringia ciliata.
41 bis 44 Silene inflata.
45 „ 47 Stellaria media.
63 „ 65 Arabis alpina.
66 „ 67 „ coerulea.
68 Arabis bellidifolia.
69 bis 70 Biscutella laevigata.
77 „ 78 Hutchinsia alpina.
79 Thlaspi rotundifolium.
80 bis 85 Saxifraga Aïzoön.
92 „ 93 „ aspera.
94 „ 95 „ bryoïdes.
97 „ 99 „ moschata.
106 „ 107 „ stellaris.
124 „ 126 Geum rivale.
129 „ 130 Potentilla aurea.
131 „ 133 „ erecta.
134 „ Crantzii.
135 „ frigida.
156 Phaca frigida.
160 bis 161 Trifolium badium.
163 „ 164 „ repens.
165 „ 166 „ Thalii.
171 „ 172 Polygala vulgare.
174 „ 176 Helianthemum nummularium.
177 bis 180 Viola biflora.
181 „ 183 „ calcarata.
190 „ 191 Athamanta cretensis.
193 „ 195 Meum Mutellina.
196 Daucus Carota.
197 Peucedanum Ostruthium.
204 bis 205 Rhododendron ferrugineum.
206 „ 210 Vaccinium Myrtillus.
229 „ 230 Primula elatior.
231 „ 236 „ farinosa.
241 „ 242 Soldanella alpina.
245 Gentiana bavarica.
246 bis 248 Gentiana Clusii.
249 „ 250 „ nivalis.
251 „ tenella.
252 „ verna.
253 bis 254 Eritrichium nanum.
255 „ 257 Myosotis alpestris.
260 „ 264 Thymus Serpyllum.
265 „ 267 Bartsia alpina.
268 Euphrasia minima.
274 Pedicularis Kerneri.
280—283 Veronica alpina.
284—285 „ aphylla.
286—287 „ Beccabunga.
296 Galium silvestre.
297 Valeriana montana.
298—299 Valeriana officinalis.
300—301 Knautia silvatica.
303—304 Campanula barbata.
305—306 „ cochleariifolia.
307—308 „ rotundifolia.
311—313 Phyteuma orbiculare.
316—318 Achillea atrata.
319—320 „ moschata.
321—324 Antennaria dioeca.
325—326 Arnica montana.
330 Artemisia Genipi.
332—335 Aster alpinus.

Blattunterseite, 28 [1]) oder 17 % wiesen die Spaltöffnungen nur auf der Unterseite auf, während 43 [2]) oder 26 % die

336—337 Bellis perennis.
344—345 Chrysanthemum atratum.
346—347 Crepis aurea.
353—354 Gnaphalium norvegicum.
355—356 Hieracium Auricula.
366—369 Leucanthemum vulgare.
370 Leontodon pyrenaïcus.
371—372 Senecio carniolicus.
373 „ integrifolius.
374—376 Solidago Virga aurea.
377—381 Taraxacum officinale.

[1]) No. 14 Salix reticulata.
15 bis 17 Urtica dioeca.
48 „ 52 Aconitum Napellus.
53 Anemone narcissiflora.
61 bis 62 Trollius europaeus.
96 Saxifraga cuneifolia.
102 „ rotundifolia.
103 „ Rudolphiana.
109—113 Parnassia palustris.
114 Alchemilla alpina.
115—116 Alchemilla Hoppeana.
117—120 „ vulgaris alpestris.
121—123 Dryas octopetala.
167—168 Geranium Robertianum.
173 Empetrum nigrum.
184—185 Daphne Mezereum.
200 Arctostaphylos Uva ursi.
201—203 Rhododendron hirsutum.
211—215 Vaccinium uliginosum.
216—221 „ Vitis idaea.
222—223 Androsace alpina.
224—226 „ Chamaejasme.
237—238 Primula integrifolia.
243—244 Gentiana asclepiadea.
258 Calamintha Acinos.
259 „ Clinopodium.
275—278 Pedicularis verticillata.
362—365 Homogyne alpina.

[2]) No. 4 bis 5 Salix herbacea.
35 bis 37 Gypsophila repens.
40 Silene acaulis.
54 bis 57 Ranunculus alpestris.
58 „ 60 „ glacialis.
71 „ 72 Cardamine alpina.
73 „ amara.
74—75 „ resedifolia.
76 Draba carinthiaca.
86—91 Saxifraga aïzoïdes.
100 „ muscoïdes.
101 „ oppositifolia.
104—105 „ Seguieri.
127 Sibbaldia procumbens.
128 Sieversia reptans.
136—139 Anthyllis Vulneraria.
140—143 Hedysarum obscurum.
144—146 Hippocrepis comosa.
147—149 Lotus corniculatus.
150—151 Medigaco lupulina.
152—153 Onobrychis viciifolia.
154—155 Oxytropis campestris.
157—159 Trifolium alpinum.
169—170 Linum catharticum.
186—187 Epilobium alpinum.
188—189 „ Fleischeri.
192 Bupleurum ranunculoïdes.
198—199 Pyrola rotundifolia.
227—228 Primula Auricula.
239—240 „ viscosa.
270—273 Linaria alpina.
288 Veronica fruticans.

Stomata überwiegend auf der Oberseite des Blattes hatten. Schliesslich fand ich nur 4 Arten [1]), oder 3 %, bei denen die Zahl der Stomata auf beiden Seiten gleich war.

Die Kolonne 6 der Tabelle 4 in welcher die Zahlen von Wagner, Weiss (1866), Kareltschikoff (1866) und mir zusammengestellt sind, ergibt, dass die von Wagner und mir für Alpenpflanzen festgestellten Zahlen für Pflanzen mit spaltöffnungsreicherer Blattoberseite viel grösser sind als die von Kareltschikoff und Weiss für Ebenenpflanzen gefundenen.

Tabelle 4. *Verteilung der Stomata.*

	1 Anzahl Pflanzen.	2 Stomata nur unten in %.	3 Unten mehr Stomata in %.	4 Total unten mehr Stomata in %.	5 Beiderseits gleich viel St. in %.	6 Oben mehr Stomata in %.	7 Stomata nur oben in %.
Kareltschikoff	163	—	—	81	7	12	—
Weiss. . . .	167	55	28	83	2	13	2
Wagner . . .	89	16	20	36	25	39	—
Lohr	162	18	54	72	2	26	—

Wagner fand 39 % Pflanzen, die oben mehr Spaltöffnungen hatten als auf der Unterseite; dies veranlasste ihn zu dem Schluss, dass Pflanzen mit spaltöffnungsreicher Oberseite in der Alpenflora dominieren (S. 540). Dass aber von Dominieren keine Rede ist, ersieht man nicht nur aus meinen Zahlen, sondern lässt sich auch mit den von

289—290 Globularia cordifolia.
291—294 Plantago alpina.
314—315 Phyteuma pedemontanum.
327—329 Aronicum scorpioïdes.
331 Artemisia laxa.

[1]) No. 269 Euphrasia stricta.
295 Galium Mollugo.
338—339 Bellidiastrum Michelii.
350 Erigeron neglectus.
351—352 Erigeron uniflorus.
357 Hieracium intybaceum.
358—360 Hieracium Pilosella.
361 „ staticifolium.
340—343 Chrysanthemum alpinum.
348—349 Erigeron alpinus.

Wagner selbst auf Seite 510 gegebenen Zahlen beweisen.

Den 34 Pflanzen mit spaltöffnungsreicher Oberseite stehen 21 gegenüber, bei welchen Oberseite und Unterseite gleich viele Stomata haben, sowie 19, welche unten mehr und 15, welche ausschliesslich unten Stomata besitzen. Nehmen wir nun die beiden letzten Gruppen zusammen als Pflanzen, welche unten mehr Stomata als oben besitzen, so erhalten wir 34 Stück, also gleich viel wie diejenigen, welche oben mehr Spaltöffnungen haben. Letztere dominieren also auch bei den von Wagner untersuchten Pflanzen keineswegs.

Dasselbe ergibt sich auch aus einem Vergleich der Zahlen in Kolonne 4, in welcher die geringen Differenzen der Zahlen von Kareltschikoff, Weiss und mir zeigen, dass das Auftreten der Stomata an der Oberseite der Alpenblätter nicht als deren spezielle Eigentümlichkeit betrachtet werden darf.

Allerdings stellen sich die Verhältniszahlen etwas anders dar, wenn ich aus den von mir untersuchten Pflanzen 38 herausziehe, welche über 2700 M. gewachsen sind. Dann ergibt sich, dass 19 oder 50 % die Spaltöffnungen vorwiegend auf der Unterseite besitzen, während 3 oder 8 % nur unten Stomata aufweisen. Bei 16 oder 42 % fand ich einen Überschuss von Spaltöffnungen auf der Oberseite. Aus diesen Zahlen geht also hervor, dass die Pflanzen mit spaltöffnungsreicher Blattoberseite in den Alpen nicht dominieren, wohl aber, dass die Zahl der Spezies, welche auf der Blattoberseite mehr Stomata aufweisen als auf der Unterseite, mit steigender Meereshöhe zunimmt.

Wie schon Stenström hervorgehoben hat, gehören die von Wagner angeführten Pflanzen mit spaltöffnungsreicher Blattoberseite zu einem grossen Teil zu den *Papilionaceae*, die, wie Kareltschikoff gezeigt hat, auch bei Ebenenpflanzen dieselbe Eigentümlichkeit aufweisen.

Man kann deshalb auf Grund dieser Familie in dieser Beziehung keine Schlüsse auf die Alpenpflanzen im Allgemeinen ziehen. Auch ich fand bei den *Papilionaceae* allgemein mehr Stomata auf der Oberseite als auf der Unterseite, während andere Familien unten mehr als oben aufwiesen. Die Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite bildet somit ein Familienmerkmal.

Zum Vergleich der Beziehung zwischen der Anzahl der Spaltöffnungen und der Dicke der Epidermis habe ich in Kolonne 16 und 19 meiner Haupttabelle die Dicken der oberen- und unteren Epidermis, ausgedrückt in Prozenten der Blattdicke, aufgenommen.

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, besteht zwischen der Verteilung der Stomata und der Dicke der Epidermis die gesetzmässige Beziehung, dass das Überwiegen der Stomata auf einer Blattseite immer mit einem Dünnerwerden der Epidermis auf derselben Seite verbunden ist.

c. Struktur des Mesophylls.

α. *Einfluss der Exposition auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe.*

Géneau de Lamarlière (1892 S. 483) hat bei verschiedenen Pflanzen das Verhältnis zwischen Palissadengewebe und Schwammparenchym zahlenmässig festgestellt. Er fand bei Sonnenpflanzen von *Mirabilis Jalapa* als Dicke der Palissadenschichten 57 %, bei Schattenpflanzen 44 % der Blattdicke. Die Dicke des Schwammparenchyms betrug 26 % resp. 36 % der Blattdicke.

De Bois (1901 S. 177) fand als Dicke der Palissadenschicht bei Sonnen- und Schattenblättern der Buche 41 %, bzw. 20 % der Blattdicke, während die Mächtigkeit des Schwammgewebes 36 %, resp. 53 % betrug. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass die Exposition auf die Ausbil-

dung des Palissadengewebes einen grossen Einfluss hat.

Auch ich habe die Mächtigkeit von Palissaden- und Schwammgewebe bei Sonnen- und Schattenblättern in der Ebene und in den Alpen gemessen und unabhängig von der Höhe bei den Sonnenblättern immer ein mächtiger entwickeltes Palissadengewebe als bei den Schattenblättern gefunden, während umgekehrt das Schwammparenchym bei den letztgenannten dicker war. (Fig. I).

Dies mögen einige Beispiele illustrieren; die Zahlen geben die Dicke der Palissadenschichten und des Schwammgewebes in Prozenten der Blattdicke an.

Tabelle 5.

Dicke der Palissadenschichten und des Schwammgewebes in Prozenten der Blattdicke, bei verschiedener Exposition.

No.	Name	Höhe	Nord-Exp.		Süd-Exp.	
			Pal.	Schw.	Pal.	Schw.
23	*Polygonum viviparum*	1800	39	41	—	—
24	„ „	2350	—	—	53	25
31	*Cerastium uniflorum*	2100	35	49	—	—
32	„ „	2920	—	—	50	26
55	*Ranunculus alpestris*	1750	—	—	48	35
56	„ „	1920	38	45	—	—
106	*Saxifraga stellaris*	1980	—	—	36	52
107	„ „	2300	22	68	—	—

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass es in erster Linie die Exposition ist, die den Bau des Blattes bestimmt, da die Hälfte der angeführten Beispiele sich auf Pflanzen bezieht, die bei grösserer Höhe in Nord-Exposition gewachsen ein schwächeres Palissadenparenchym aufwiesen, als Pflanzen von Süd-Exposition und geringerer Meereshöhe.

Für die anderen Fälle verweise ich auf folgende Nummern meiner Haupttabelle:

4—5; 8, 12—7, 9, 10, 11, 13; 18—19; 43—44; 46—47; 49—50, 51; 59—58, 60; 69—70; 71—72; 81, 83—82, 84, 85; 87, 90—88, 89, 91; 94—95; 115—116; 122—123; 129—130; 137—138, 139; 160—161; 165—166; 177, 178, 180—179; 182—183; 188—189; 193, 194—195; 204—205; 207, 208—209, 210; 213, 214—215; 218, 220—217, 219, 221; 239—241; 241—242; 250—249; 263—261, 262, 264; 270, 273—271, 272; 275—276, 277, 278; 279, 281, 283—280, 282; 316—317, 318; 319—320; 328—327, 329; 333—334, 335; 340—341, 342, 343; 348—349; 367—369; 353—354; 362, 365—363, 364; 375—376; 380—379, 381.

Ausserdem habe ich die Zahl der Palissadenschichten bei Ebenen- und Alpenpflanzen mit einander verglichen.

Von den 69 Pflanzenarten, die ich von verschiedenen Standorten gesammelt habe, zeigen 47 [1]) oder 68 % mit

[1]) No. 6—7, 9, 10, 11, 13 Salix retusa.
15—16, 17 Urtica dioeca.
20—21 Polygonum Bistorta.
23—24 „ viviparum.
27—28 Rumex scutatus.
41—43, 44 Silene inflata.
46—47 Stellaria media.
48—50, 51 Aconitum Napellus.
63, 64—65 Arabis alpina.
86—87, 88, 89 Saxifraga aïzoïdes.
111—112 Parnassia palustris.
117—118 Alchemilla vulgaris alpestris.
121—122, 123 Dryas octopetala.
124—125 Geum rivale.
132—133 Potentilla erecta.
136—137 Anthyllis Vulneraria.
140—141, 142, 143 Hedysarum obscurum.
144—145, 146 Hippocrepis comosa.
147—148, 149 Lotus corniculatus.
150—151 Medicago lupulina.
152—153 Onobrychis viciifolia.
163—164 Trifolium repens.
167—168 Geranium Robertianum.
169—170 Linum catharticum.
171—172 Polygala vulgare.
174—175, 176 Helianthemum nummularium.
181—182, 183 Viola calcarata.
184—185 Daphne Mezereum.
190—191 Athamanta cretensis.
206—207, 208, 210 Vaccinium Myrtillus.
211—213, 214 Vaccinium uliginosum.
216—217, 219, 221 Vaccinium Vitis idaea.
229—230 Primula elatior.

zunehmender Meereshöhe entweder gleichviel oder mehr Palissadenschichten. (Fig II und III).

Die übrigen 22 [1]) oder 32 % der von mir untersuchten Pflanzen lassen dagegen mit zunehmender Meereshöhe eine Abnahme der Zahl der Palissadenschichten erkennen.

Diese allerdings in der Minderzahl bleibenden Pflanzen bestätigen also Leists Angaben, wonach die Zahl der als Palissaden ausgebildeten Zelllagen bei Alpen- und Ebenen-Individuen entweder nicht differiert (S. 179), oder mit zunehmender Höhe abnimmt. (S. 180) (Fig. IV).

Auf Grund meines viel umfangreicheren Untersuchungsmaterials muss ich aber konstatieren, dass die Verallgemeinerung, welche Leist auf Grund seiner an nur 36

231—232, 234, 235 Primula farinosa.
243—244 Gentiana asclepiadea.
260—261, 262, 263, 264 Thymus Serpyllum.
286—287 Veronica Beccabunga.
289—290 Globularia cordifolia.
298—299 Valeriana officinalis.
300—301 Knautia silvatica.
302—303, 304 Campanula barbata.
321—322, 323, 324 Antennaria dioeca.
332—334 Aster alpinus.
355—356 Hieracium Auricula.
358, 359—360 Hieracium Pilosella.
366—367, 368, 369 Leucanthemum vulgare.
374—375, 376 Solidago Virga aurea.

[1]) No. 6—8, 12 Salix retusa.
22—23 Polygonum viviparum.
26—27, 28 Rumex scutatus.
29—30 Chenopodium Bonus Henricus.
41—42 Silene inflata.
48—49, 52 Aconitum Napellus.
61—62 Trollius europaeus.
80—81, 83, 84 Saxifraga Aïzoön.
86—90, 91 „ aïzoïdes.
109—111, 112, 113 Parnassia palustris.
124—126 Geum rivale.
131—132 Potentilla erecta.
136—138, 139 Anthyllis Vulneraria.
201—202, 203 Rhododendron hirsutum.
211—215 Vaccinium uliginosum.
227—228 Primula Auricula.
216—218, 220 Vaccinium Vitis idaea.
231—233, 236 Primula farinosa.
307—308 Campanula rotundifolia.
311—312, 313 Phyteuma orbiculare.
332—333, 335 Aster alpinus.
377—379, 380, 381 Taraxacum officinale.

Pflanzen gewonnenen Resultate vorgenommen hat, nicht gerechtfertigt ist. Es scheint vielmehr, dass hier derselbe Fall vorliege, wie bei der Beeinflussung der Blattdicke durch Meereshöhe oder Exposition (Vergl. S. 15), dass nämlich auch für die Blattstruktur, wie Bonnier (1890 S. 544) gezeigt hat, ein bestimmtes Optimum besteht, unter und oberhalb dessen die Zahl der Palissadenschichten kleiner ist als beim Optimum.

β. *Einfluss der Feuchtigkeit auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe.*

Bekanntlich ist die Bodenfeuchtigkeit im Alpengebiete sehr verschieden. Wie es Orte oder Gegenden gibt, in denen der Boden fortwährend sehr feucht ist, so gibt es auch solche, in denen während eines grossen Teiles der Vegetationszeit eine ziemliche Trockenheit herrscht.

Wagner (1892 S. 534) weist speziell darauf hin, dass die relative Feuchtigkeit des Bodens nicht nur von der Regenmenge, sonders auch von der Bodenart abhängig ist.

Der Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Struktur des Mesophylls macht sich am stärksten geltend im Unterschied der Dicke der Palissadenschichten und des Schwammparenchyms bei derselben Pflanze von feuchtem und trockenem Standorte. Zu letzteren gehören auch die Alpenpflanzen, die ich aus dem Botanischen Garten in Basel [1]) untersucht

[1]) No, 6 Salix retusa.
20 Polygonum Bistorta.
22 „ viviparum.
26 Rumex scutatus.
41 Silene inflata.
48 Aconitum Napellus.
61 Trollius europaeus.
63 Arabis alpina.
64 „ „
68 „ bellidifolia.
80 Saxifraga Aïzoön.
86 „ aïzoïdes.
96 „ cuneïfolia.
114 Alchemilla alpina,
117 „ vulgaris alpestris.
121 Dryas octopetala.
124 Geum rivale.
131 Potentilla erecta.
136 Anthyllis Vulneraria.
140 Hedysarum obscurum.

habe; diese müssen in den Sommermonaten täglich begossen werden, damit sie nicht austrocknen. Wie aus den Zahlen meiner Haupttabelle hervorgeht, zeigen die Pflanzen im Botanischen Garten im Allgemeinen ein verhältnismässig mächtig entwickeltes Palissadengewebe, das 31—56 % der Blattdicke beträgt.

Im Gegensatz hiezu zeigen die Pflanzen von feuchtem Boden, z. B. diejenigen, welche in Quellen gewachsen sind [1]), nur eine dünne Palissadenschicht, die sich zwischen 22 und 35 % der Blattdicke bewegt, während das Schwammparenchym mächtig entwickelt ist.

Ein ähnliches Verhältnis fand ich bei den Pflanzen einer Gletschermoräne [2]) im Roseg Tal (Engadin), die alle bei

181 Viola calcarata.
184 Daphne Mezereum.
201 Rhododendron hirsutum.
211 Vaccinium uliginosum.
227 Primula Auricula.
231 „ farinosa.
243 Gentiana asclepiadea.
246 „ Clusii.

[1]) No. 3 Veratrum album.
5 Salix herbacea.
52 Aconitum Napellus.
73 Cardamine amara.
107 Saxifraga stellaris.
119 Alchemilla vulgaris alpestris.
186 Epilobium alpinum.
197 Peucedanum Ostruthium.
280 Veronica alpina.
293 Plantago alpina.

[2]) No. 12 Salix retusa.
18 Oxyria digyna.
28 Rumex scutatus.
31 Cerastium uniflorum.
34 „ strictum.
69 Biscutella laevigata.
83 Saxifraga Aïzoön.
90 „ aïzoïdes.
112 Parnassia palustris.
138 Anthyllis Vulneraria.
161 Trifolium badium.
166 „ Thalii.
189 Epilobium Fleischeri.
249 Gentiana nivalis.
263 Thymus Serpyllum.
268 Euphrasia minima.
288 Veronica fruticans.
306 Campanula cochleariifolia.
319 Achillea moschata.
331 Artemisia laxa.
333 Aster alpinus.
340 Chrysanthemum alpinum.
348 Erigeron alpinus.
371 Senecio carniolicus.
289 Globularia cordifolia.
302 Campanula barbata.
311 Phyteuma orbiculare.
332 Aster alpinus.
366 Leucanthemum vulgare.
373 Senecio integrifolius.
377 Taraxacum officinale.

Nord-Ost-Exposition auf ziemlich feuchtem Boden gewachsen waren. Die Mächtigkeit ihres Palissadenparenchyms schwankt zwischen 25 und 44 % der Blattdicke.

Der Unterschied in der Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe kommt am deutlichsten bei denjenigen Arten zum Ausdruck, von denen ich sowohl Exemplare von feuchtem als von trockenem Standort untersucht habe.

Hiefür einige Beispiele:

Tabelle 6.

Verhältnis von Palissaden- und Schwammgewebe bei derselben Pflanzenspecies auf feuchtem und trockenem Boden.

No.	Name.	Exposition.	Feuchtigkeit des Bodens.	% Pal.	% Schw.
11	*Salix retusa*	SO	trockener Kalkfels	54	32
12	„ „	NO	feuchte Gletschermoräne	38	44
55	*Ranunculus alpestris*	S	trockenes Geröll	48	35
56	„ „	N	feuchtes „	38	45
108	*Saxifraga stellaris*	S	trockener Verwitterungsboden	54	30
106	„ „	SW	feuchte Wiese	36	52
160	*Trifolium badium*	flach	trockener Verwitterungsboden	50	35
162	„ „	S	überrieselter Boden.	31	48

Für andere Beispiele verweise ich auf folgende Nummern meiner Haupttabelle: 12—6, 7, 11; 31—32, 33; 35—36; 56—57; 58—59; 83—84, 85; 88, 89, 91—86; 107—108; 115—116; 119—120; 131, 133—132; 160—162; 165—166; 178—179; 187—186; 194—195; 215—211, 214; 228—227; 236, 233, 232—231; 249—250; 275—276, 277; 278; 280—281, 282, 283; 293—291; 311—312; 317—318; 333—334; 339—338; 348—349; 363, 364—365.

Aus dieser Zusammenstellung geht also deutlich hervor, wie sehr die Feuchtigkeit des Bodens die Vegetation der

Alpenpflanzen beeinflusst, sodass diese nicht insgesammt als Trockenpflanzen bezeichnet werden dürfen, sondern dass bei ihnen gerade wie bei Ebenenpflanzen Xero- und Hygrophyten unterschieden werden müssen.

d. Verhältnis der isolateralen zu den dorsiventralen Blättern in den Alpen.

Wagner (S. 496) hat eine Tabelle zusammengestellt, in welcher er die Alpenflora in Pflanzen mit dorsiventralen und isolateralen Blättern und Übergangsformen einteilt. Aus seiner Tabelle geht zunächst hervor, dass er in der Wahl seiner Pflanzen sehr einseitig gewesen ist, weil er hauptsächlich sein Augenmerk auf solche Formen lenkte, welche schon äusserlich einen dorsiventralen Aufbau vermuten liessen.

Da er trotzdem eine erhebliche Zahl von Pflanzen mit isolateralem Blattbau fand, spricht er die Vermutung aus, dass er noch viel mehr isolaterale Blätter hätte finden können, wenn er auch solche speziell gesucht hätte.

Obwohl ich beim Sammeln meiner Pflanzen keine bestimmte Auswahl traf, muss ich auf Grund meiner Untersuchungen schliessen, dass der dorsiventrale Blattbau nicht nur, wie Wagner sich ausdrückte ein „Spezialfall" sondern die vorherrschende Form der Blattstruktur der Alpenpflanzen ist.

Von den 136 Pflanzenspezies, welche ich von über 2000 M. untersucht habe, zeigten 93 oder 68 % den dorsiventralen Bau; 23 Arten oder 17 % sind isolateral und bestehen ausschliesslich aus Palissadenzellen, während nur 10 oder 7 % den isolateralen ausschliesslich aus Schwammparenchym bestehenden Bau zeigen.

Im Ganzen fand ich bei 6 Spezies Übergangsformen zum isolateralen Palissaden-Typus und bei 4 anderen Übergangsformen zum isolateralen Schwammparenchym-Typus.

Dabei darf nicht übersehen werden, dass es Individuen derselben Art gibt, die infolge der örtlichen Verhältnisse einen so verschiedenen Blattbau zeigen, dass sie schwerlich bei demselben Typus untergebracht werden können.

Ein Exemplar von *Silene inflata* z. B., das in einer Höhe von 1550 M. in sehr feuchtem Boden gefunden wurde, zeigte ein isolaterales Schwammgewebe. Das Blatt einer anderen bei 1650 M. Höhe auf Geröll und bei Nord-Exposition gewachsenen Pflanze war dorsiventral und zeigte 1 Schicht Palissadenzellen (Dicke: Länge der Zellen = 1 : 3) während die Blätter bei 2400 M. Höhe bei Süd-Exposition deutlich 2 fest gefügte Palissadenschichten hatten.

Als Beispiel einer Pflanze, die ich sowohl unter die Dorsiventralen als auch unter die Übergangsformen rechnen muss, erwähne ich *Vaccinium Vitis idaea*. Bei 2450 M. Höhe am Wegrand auf Muottas Muraigl (Oberengadin) zeigten ganz sonnig gewachsene Blätter einen charakteristischen Sonnentypus. (Fig. I*b*). Das Palissadengewebe bestand aus 3 bis 4 Schichten langgestreckter Zellen (Dicke : Länge = 1 : $3^1/_2$). Eine in geringer Entfernung von dieser Sonnenpflanze im Schatten zwischen grossen Steinblöcken wachsende Pflanze zeigte den Schattentypus (Fig. I*a*). Die Mesophyllzellen der Oberseite hatten in den 3 obersten Schichten Palissadengestalt. Da aber diese fast ebenso ausgeprägt auch in der Unterseite vorkam, ist dieses Blatt zu den Übergangsformen zu rechnen.

Ein Exemplar des *Polygonum Bistorta* von der Schwandfeldspitze (Berneroberland, 2000 M.) bei Süd-Ost-Exposition auf magerer Weide zeigte den isolateralen Palissadentypus. Ein Blatt aus dem Botanischen Garten in Basel wies nur 3 Schichten langgestreckter Zellen (Dicke : Länge = 1 : $3^1/_2$) und darunter ein deutliches Schwammparenchym auf, gehörte also zum dorsiventralen Typus.

Von allen untersuchten Exemplaren zeigte sich nur bei

Parnassia palustris, die von Leist als vielfach vorkommender Fall beschriebene Erscheinung, dass mit der Höhenzunahme die Palissadenbildung völlig verschwinde. In 550 M. Höhe wies ein im Schatten wachsendes Exemplar noch deutlich eine oder zwei Schichten Palissaden auf, obgleich die Zellen sehr breit und nur zweimal so lang als breit waren: also dorsiventraler Bau! Bei einem bei 2500 M. (Oberengadin) ebenfalls im Schatten gewachsenen Exemplar bestand das ganze Mesophyll aus runden, kugeligen Zellen; das Blatt hatte den isolateralen Bau mit Schwammparenchym angenommen.

Dies beweist zur Genüge, dass bei der Einteilung der Blätter der Alpenpflanzen nach dorsiventralem oder isolateralem Bau die Standortsverhältnisse der untersuchten Pflanzen in weitgehendem Masse berücksichtigt werden müssen, indem an sonnigen und trockenen Standorten dorsiventraler und isolateraler Palissaden-Typus herrscht, an schattigen und feuchten Standorten dagegen dorsiventraler und isolateraler Schwammparenchym-Typus.

e. Interzellularvolumen.

Bei 156 von verschiedenen Alpen- und Ebenenstandorten stammenden Pflanzenspezies beträgt das Interzellularvolumen im Minimum 6 %, im Maximum 42 % des Gesammt-Blattvolumens.

Bei Süd-Exposition zeigen von den 249 Fällen 228 oder 91 % ein Interzellularvolumen, das zwischen 6 und 21 % schwankt; die übrigen 21 Individuen [1]) oder 9 % weisen

[1]) No. 3 Veratrum album.
4 Salix herbacea.
42 Silene inflata.
52 Aconitum Napellus.
62 Trollius europaeus.
88 Saxifraga aïzoïdes.
89 „ „
91 „ „
106 „ stellaris.
119 Alchemilla vulgaris alpestris.

ein Interzellularvolumen von 23 % bis 35 % auf. Alle diese waren auf sehr feuchtem oder überrieseltem Boden, ja sogar in Quellen oder Bächen gewachsen.

Bei Nord-Exposition oder im Schatten betrug das Minimum an Interzellularräumen in den 114 untersuchten Fällen 22 %, das Maximum 42 %.

Diese Zahlen berechtigen zu dem Schluss, dass ein Interzellularvolumen von weniger als 21 % für Sonnenblätter charakteristisch ist, und dass dieser Bau als dicht bezeichnet werden muss. Der Bau der Schattenblätter mit einem Interzellularvolumen von mehr als 22 % ist dagegen als locker zu bezeichnen. Dies stimmt mit dem Befunde Stahls (1883 S. 179), der bei der Buche für ein Sonnenblatt im Extrem 19 % und für ein Schattenblatt 29 % Interzellularvolumen fand.

Unger (1854 S. 373) gibt für die einzige von ihm untersuchte einheimische Pflanze *Brassica Rapa* ein Interzellularvolumen von 17.5 % an und als Maximum für eine Landpflanze 48 % bei *Musa Sapientum*, einem Kraut des immer feuchten Tropenklimas.

α. *Einfluss der Exposition.*

Aus den vier in Tabelle 7 zusammengestellten Beispielen geht hervor, dass die Struktur der Blätter durch die Exposition ihres Standortes, von dessen Höhe jedoch kaum beeinflusst wird.

132 Potentilla erecta.
162 Trifolium badium.
186 Epilobium alpinum.
197 Peucedanum Ostruthium.
231 Primula farinosa.
232 „ „
317 Achillea atrata.
339 Bellidiastrum Michelii.
345 Chrysanthemum atratum.
346 Crepis aurea.
347 „ „

Tabelle 7.

Interzellularvolumen, ausgedrückt in Prozenten des Blattvolumens, von Sonnen- und Schattenblättern derselben Pflanzenspezies.

No.	Name.	Höhe.	Nord-Exp.	Süd-Exp.
7	*Salix retusa*	1600	—	13
12	„ „	2100	24	—
106	*Saxifraga stellaris*	1980	—	28
107	„ „	2300	35	—
362	*Homogyne alpina*	1550	31	—
363	„ „	1870	—	18
371	*Senecio carniolicus*	2100	30	—
372	„ „	2800	—	20

Andere Beispiele finden sich in meiner Haupttabelle unter No.: 4—5; 9—8; 11—12; 18—19; 24—23; 31—32; 46—47; 53—55; 56—57; 58—59; 71—72; 77—79; 81—82; 83—84; 104—105; 107—108; 115—116; 122—123; 129—130; 138—139; 147—148; 152—153; 165—166; 178—179; 182—183; 188—189; 194—195; 208—209; 207—210; 214—215; 217—218; 220—221; 240—241; 249—250; 264—265; 266—267; 270—271; 272—273; 275—277; 281—282; 293—294; 298—299; 305—306; 312—313; 319—320; 328—329; 333—334; 340—342; 367—369; 348—349; 353—354; 362—363; 364—365; 371—372; 375—376; 380—381.

Aus der Vergleichung der Zahlen über das Interzellularvolumen (Kolonne 7) der Haupttabelle mit den Zahlen über die Mächtigkeit der Palissadenschichten (Kolonne 17) und des Schwammparenchyms (Kolonne 18) folgt ohne weiteres, dass eine Abnahme des Interzellularvolumens eines Blattes im Allgemeinen mit einer Zunahme der Dicke seines Palissadengewebes, b.z.w. einer Reduktion seines Schwammparenchyms verbunden ist. (Fig. I*a* und *b*).

β. Einfluss der Meereshöhe bei gleicher Exposition.

Unter den 89 Fällen, von denen ich bei gleicher Exposition aber bei verschiedener Höhe das Interzellularvolumen bestimmte, zeigten 56 oder 63 % eine Abnahme des Interzellularvolumens bei zunehmender Meereshöhe, also ein dichteres Gewebe, während bei 10 oder 11 % das Interzellularvolumen gleich blieb. 23 Pflanzen oder 26 % zeigten bei zunehmender Höhe und gleicher Exposition ein Lockerwerden ihres Gewebes.

Unter diesen 89 Fällen befinden sich 50, welche ich in der Ebene und in der Alpen untersucht habe; hievon zeigen 39 oder 78 % mit zunehmender Meereshöhe eine Abnahme (Fig. II und III) und nur 8 oder 16 % eine Zunahme des Interzellularvolumens (Fig. IV), während in 3 Fällen oder 6 % das Interzellularvolumen gleich blieb.

Im Gegensatz hiezu geben Leist und Wagner dieses Mal übereinstimmend an, dass die Alpenblätter im Grossen und Ganzen eine lockerere Struktur besitzen als die Blätter der Ebene.

Da aber ihre Angaben auf blosser Schätzung beruhen, während ich das Interzellularvolumen genau bestimmte, brauche ich mich wohl über diesen Mangel an Übereinstimmung nicht zu beunruhigen.

So fand ich, entgegen der Angabe Leists, bei *Urtica dioeca, Arabis alpina, Lotus corniculatus, Arnica montana* und *Gentiana Clusii* bei den Alpenpflanzen eine Abnahme des Interzellularvolums gegenüber den Ebenenpflanzen. Dagegen fand ich in Übereinstimmung mit Leist bei *Silene inflata* aus der Ebene (Botanischer Garten, Basel) ein Interzellularvolumen von 19 %, während ein Exemplar aus 1550 M. Höhe, das in feuchtem Boden gewachsen war, 25 % Interzellularvolumen aufwies, also gegenüber dem in Basel gewachsenen Blatt eine Zunahme seines Interzellularvolums zeigte. Bei einem Blatt, das noch höher,

nämlich bei 2400 M. Höhe gewachsen war, konstatierte ich aber wieder nur 14 % Interzellularvolumen, somit eine Abnahme desselben, resp. einen dichteren Bau.

Dieser Fall beweist, dass auch diese Angabe Leists nicht verallgemeinert werden darf.

Ziehe ich endlich nur meine in der Nivalregion, d. h. über 2800 M. gewachsenen Pflanzen in Betracht, so zeigen von den 36 untersuchten Spezies [1]) nur 3 oder 8 % [2]) ein Interzellularvolumen von mehr als 21 %. Bei allen anderen beträgt es weniger als 21 %. Sie besitzen also ein dichteres Blattgefüge, das übrigens aus langen Palissadenzellen besteht, während das Schwammparenchym nur wenig entwickelt ist.

Somit geht aus meinen Zahlen hervor, dass mit Ausnahme von 16 % die Pflanzen von gleicher Exposition mit zunehmender Meereshöhe ein kleineres Interzellularvolumen somit einen dichteren Blattbau zeigen.

---

[1]) No. 32 Cerastium uniflorum.
33 Cerastium uniflorum.
38 Minuartia sedoïdes.
40 Silene acaulis.
39 Moehringia ciliata.
60 Ranunculus glacialis.
72 Cardamine alpina.
75 „ resedifolia.
93 Saxifraga aspera.
98 „ moschata.
99 „ „
101 „ oppositifolia.
105 „ bryoides.
134 Potentilla Cranzii.
135 „ frigida.
195 Meum Mutellina.
222 Androsace alpina.
223 „ „
226 Androsace Chamaejasme.
245 Gentiana bavarica.
252 „ verna.
253 Eritrichium nanum.
254 „ „
257 Myosotis alpestris.
273 Linaria alpina.
278 Pedicularis verticillata.
283 Veronica alpina.
314 Phyteuma pedemontanum.
315 „ „
324 Antennaria dioeca.
330 Artemisia Genipi.
343 Chrysanthemum alpinum.
342 „ „
350 Erigeron neglectus.
352 „ uniflorus.
372 Senecio carniolicus.

[2]) 257 Myosotis alpestris.
273 Linaria alpina.
352 Erigeron uniflorus.

γ. *Einfluss der Bodenfeuchtigkeit.*

Dass die grössere oder geringere Feuchtigkeit des Bodens einen grossen Einfluss auf den Blattbau ausübt, sahen wir schon im vorigen Abschnitt. Mit der mächtigen Ausbildung des Palissadenparenchyms bei den Blättern von Pflanzen trockener Standorte (vergl. Tabelle 6 S. 31) ist im Allgemeinen ein kleineres Interzellularvolumen verbunden.

Dagegen besitzen die Pflanzen von feuchten Stellen (Quellen, feuchten Moränen) einen lockeren Blattbau, also ein grosses Interzellularsystems. Zu diesen letzteren gehören auch die 21 auf Seite 34 genannten, auf feuchtem Boden gewachsenen Pflanzen, deren Interzellularvolumen trotz Süd-Exposition mehr als 21 % betrug.

Ich muss aber einen prinzipiellen Unterschied bei Leists und Wagners Beurteilung der Dichtigkeit der Blattstruktur hervorheben.

Leist schliesst bei den Alpenpflanzen auf lockeren Bau, da er annimt, dass in Folge der Abnahme des Palissadenparenchyms das Schwammparenchym und mit ihm die Grösse des Interzellularvolumens des Blattes zunehme.

Wagner sucht dagegen einen Zusammenhang zwischen den Interzellularräumen und der Verteilung der Spaltöffnungen zu finden, indem er vom rein teleologischen Standpunkt aus erwartet, dass das überwiegende Vorkommen der Spaltöffnungen an der Oberseite des Blattes (vergl. Tabelle 4 S. 23) bei den alpinen Formen eine lockere Struktur des Palissadengewebes nötig mache. Wagner glaubt also, dass hauptsächlich in Folge des Lockererwerdens des Palissadengewebes eine Zunahme der Interzellularräume erfolge.

Dann wäre aber zu erwarten, dass dieses Lockerwerden des Palissadengewebes eine Vergrösserung des Totalvolumens der Interzellularräume zur Folge habe. Dass dies nicht der Fall ist, geht aus der von Wagner (S. 512)

selbst hervorgehobenen Tatsache hervor, dass gleichzeitig mit dieser Palissadenbildung eine weitgehende Reduktion der Interzellularen im Schwammgewebe stattfindet. Im Gegensatz hiezu fand ich bei 72 % meiner Pflanzen die Stomata vorwiegend auf der Unterseite des Blattes.

Aber in Übereinstimmung mit Wagners Auffassung, nach welcher dasjenige Gewebe lockerer gebaut sei, zu welchem die meisten Stomata führen, zeigten meine Sonnenblätter — solche hat ja Wagner ausschliesslich untersucht — fast ausnahmslos enggeschlossene und langgestreckte Palissadenzellen neben einem schwach entwickelten, aber lockeren Schwammparenchym.

Besonders stark machte sich dieser Blattbau bei denjenigen Sonnenblättern geltend, welche die Spaltöffnungen ausschliesslich auf der Unterseite trugen. So hat z. B. das Blatt von *Alchemilla Hoppeana Dalla Torre* in einer Höhe von 1620 M. im Schatten ein Interzellularvolumen von 22 %, bei 2030 M. Höhe dagegen bei Süd-Exposition nur 12 % Interzellularvolumen, obwohl das Schwammparenchym sehr locker ist. Andere Beispiele finden sich in der Haupttabelle unter No.: 49—50, 51; 122—123; 213, 214—215; 219, 221—218, 220; 237—238; 275—277, 278; 362, 365—363, 364.

Trotz dem lockeren Bau des Schwammparenchyms ist in Folge der starken Entwicklung des dichtgeschlossenen Palissadenparenchyms das Totalvolum der Interzellularen bei den Sonnenblättern kleiner als bei den Schattenblättern.

δ. *Einfluss der Bodenart.*

Eine Vergleichung der für das Interzellularvolumen gewonnenen Zahlen ergibt, dass die Unterschiede zwischen Individuen derselben Pflanzenspecies, welche bei gleicher Exposition auf Kalkboden (Berneroberland) oder auf Urgestein (Oberengadin) gewachsen waren, sehr gering sind

und innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Hievon machen nur *Vaccinium Myrtillus, Arnica montana* und *Helianthemum nummularium* eine Ausnahme, bei welchen bei Süd-Exposition das Interzellularvolumen auf Kalk 16 %, 21 %, resp. 19 % betrug, auf Urgestein dagegen nur 6 %, 14 %, resp. 14 %. Ob am letztgenannten Standort eventuell der Boden so viel trockener war, als am kalkhaltigen Standort, kann ich nicht sagen.

Jedenfalls scheint die chemische Zusammensetzung des Bodens die Ausbildung des Interzellularvolumens im Allgemeinen nicht zu beeinflussen.

f. Frischgewicht und Trockengewicht.

Sonnen- und Schattenblätter lassen sich abgesehen von ihrem anatomischen Bau auch durch ihr Trockengewicht von einander unterscheiden.

Von den 56 von mir untersuchten Sonnen- und Schattenblättern derselben Pflanzenspezies zeigten bei 52 = 93 % die Sonnenblätter ein höheres Trockengewicht als die Schattenblätter. Diese Zahlen stimmen mit den von Géneau de Lamarlière (1892 S. 486) gefundenen überein. Er fand nämlich als Trockengewicht (ausgedrückt in Prozenten des Frischgewichtes) der Sonnenblätter von *Hieracium Pilosella, Teucrium Scorodonia, Fragaria vesca, Viola silvatica* — 20, 36, 35 resp. 27, von den Schattenblättern 19, 29, 33 resp. 22.

Bei *Anthyllis Vulneraria* stellte ich fest, dass Sonnen- und Schattenblätter in ihrem Trockengewicht keinen Unterschied zeigen.

Nur bei 6 Spezies = 11 % fand ich bei den Schattenblättern ein höheres Trockengewicht als bei den Sonnenblättern.

Es sind dies: *Salix herbacea*
Aconitum Napellus

Saxifraga Aïzoön
Saxifraga stellaris
Viola biflora
Linaria alpina.

Worauf dieses abweichende Verhalten beruht, vermag ich nicht anzugeben; jedenfalls scheinen keine Standortseinflüsse ausschlaggebend zu sein, höchstens vielleicht bei den in Quellen gewachsenen Individuen von *Salix herbacea*, *Aconitum Napellus* und *Saxifraga stellaris*, welche bei der steten Erneuerung des Wassers möglicher Weise mit Salzen reichlicher versehen sind, als die Bodenpflanzen.

Einen Einfluss der Meereshöhe bei gleicher Exposition auf das Trockengewicht von Individuen derselben Spezies konnte ich nicht feststellen.

4. Schlussfolgerungen.

Einen für alle Alpenpflanzen charakteristischen Blattbau gibt es nicht, weil sie in der Ausbildung ihrer Blattanatomie von örtlichen Verhältnissen stark beeinflusst werden, die an den verschiedenen Standorten im Alpengebiete mindestens ebenso verschieden sind wie in der Ebene.

Dies drückt Schroeter (1908 S. 62) in treffender Weise folgender Maassen aus: „Es gibt kaum ein Gebiet, wo auf engem Raum so mannigfaltige Standortsbedingungen sich zusammendrängen, wie das alpine . . . . Die Vegetation reagiert prompt auf kleine Unterschiede, besonders von Feuchtigkeitsgehalt, Kalkgehalt und Düngungszustand des Bodens . . . ."

Was hier für die Zusammensetzung der Vegetation gesagt wird, gilt auch für die Blattanatomie. Aus meinen Untersuchungen geht zunächst hervor, dass die Meereshöhe als solche den Blattbau nicht beeinflusst.

Höchstens ist eine mächtiger entwickelte Kutikula als Charakteristikum der Alpenpflanzen zu nennen.

Im Allgemeinen lassen sich aber in den Alpen gerade wie in der Ebene verschiedene Standortstypen unterscheiden, deren Pflanzen gemeinsame anatomische Merkmale aufweisen.

a. Sonnige und schattige Standorte.

Die Sonnenblätter der Ebene und der höheren Regionen sind charakterisiert durch eine grössere Blattdicke, (Maximum 1028 μ, Minimum 133 μ) stärkere Entwicklung des Palis-

sadenparenchyms (Maximum 60 % der Blattdicke) während das Schwammgewebe reduziert ist (Maximum 45 % der Blattdicke), wodurch ein dichterer Blattbau bedingt wird (Interzellularvolumen = 6—21 % des Blattvolumens).

Die Sonnenpflanzen der Alpen zeigen die für die Sonnenpflanzen der Ebene festgestellten Merkmale und zwar entsprechend der Zunahme der Sonnenstrahlung mit zunehmender Meereshöhe in gesteigerter Ausbildung. Dies äussert sich im Allgemeinen in:

1. einer grösseren Blattdicke bei den alpinen Sonnenblättern (75 % der untersuchten Sonnenblätter zeigten mit zunehmender Meereshöhe eine Zunahme der Blattdicke).

2. einem mächtiger entwickelten Palissadenparenchym (von den 42 aus verschiedener Höhe stammenden Sonnenblättern zeigten 30 oder 61 % eine Zunahme ihres Palissadenparenchyms bei zunehmender Meereshöhe); einer im Allgemeinen grösseren Zahl von Palissadenschichten (2 oder mehr).

3. einer Abnahme des Interzellularvolumens, also einem dichteren Blattbau (83 % der untersuchten Sonnenblätter).

Besonders stark treten diese Merkmale bei den Sonnenblättern der nivalen Region (über 2800 M.) hervor.

Es scheint, dass bei der Beeinflussung der Blattdicke und Blattstruktur, wie Bonnier (1890) gezeigt hat, ein bestimmtes Optimum der Sonnenstrahlung besteht, unter und oberhalb dessen die Blattdicke und die Zahl der Palissadenschichten kleiner ist als beim Optimum.

Im Gegensatz zu den Sonnenblättern sind die Schattenblätter in der Ebene und in den Alpen charakterisiert durch:

1. eine geringere Dicke (bei den von mir untersuchten Alpen- und Ebenenpflanzen beträgt das Maximum 673 μ, das Minimum 121 μ).

2. ein mächtiger entwickeltes Schwammgewebe (Maximum 69 % der Blattdicke) mit gleigzeitiger Abnahme des Palissadengewebes. (Maximum 45 % der Blattdicke).

3. ein grösseres Interzellularvolumen, also eine lockere Blattstruktur (22 bis 42 % des Blattvolumens). Die Schattenblätter der Ebene unterscheiden sich im Allgemeinen von denjenigen der Alpen durch:

1. eine geringere Blattdicke (64 % der untersuchten Schattenblätter zeigen mit zunehmender Meereshöhe eine Zunahme der Blattdicke).

2. ein grösseres Interzellularvolumen, also eine lockere Blattstruktur (6 von 8 untersuchten Blättern von Schattenpflanzen der Ebene).

b. Trockene und feuchte Standorte.

Die Pflanzen, die in der Ebene und in den Alpen auf feuchtem Boden gewachsen sind, unterscheiden sich im Allgemeinen von den auf trockenen Standorten gewachsenen Individuen derselben Spezies, durch:

1. ein schwach entwickeltes Palissadenparenchym (Maximum 44 % der Blattdicke), dagegen ein mächtig entwickeltes Schwammgewebe (Maximum 68 % der Blattdicke), während diese Zahlen für die auf trockenem Boden gewachsenen Pflanzen 56 resp. 48 % betragen.

2. eine geringere Zahl von Palissadenschichten (nur 1 Schicht).

3. eine lockere Struktur (Quellenpflanzen Interzellularvolumen: 22—44 % des Blattvolumens).

c. Der den Sonnenblatt-Typus bewirkende Faktor.

Für die Beurteilung der Wirkung der einzelnen Faktoren, welche in ihrer Gesamtheit den Einfluss der Exposition ausmachen, sind die Bestimmungen an solchen Pflanzen

besonders interessant, welche bei gleicher Exposition und annähernd gleicher Meereshöhe, jedoch bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens gewachsen sind. An ihnen lässt sich feststellen ob bei der Exposition das Licht die Hauptrolle spielt oder die andern Faktoren, welche ebenfalls durch die Sonnenstrahlung bedingt werden, wie Erwärmung des Bodens und der Pflanze, Steigerung der Transpiration in Folge Erwärmung der Pflanze oder Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit etc.

Nur von 6 Species wurden Individuen untersucht, welche diesen Bedingungen genügten, nämlich:

Alchemilla vulgaris alpestris No. 119—120.
Potentilla erecta No. 132—133.
Trifolium badium No. 160—162.
Epilobium alpinum No. 186—187.
Primula farinosa No. 232—234.
Bellidiastrum Michelii No. 338—339.

Ausnahmslos reagierten bei den 6 Pflanzen Interzullular-Volumen, Zahl der Palissadenschichten, Verhältnis von Palissadenparenchym zu Schwammparenchym, sowie das Trockengewicht auf die Bodenfeuchtigkeit gleichsinnig und zwar so, dass bei

	feucht gewachsenen,	bei trocken gewachsenen,
das Interzellular-Volumen	13—19 %	22—29 % betrug,
die Zahl d. Palissaden-Schichten	kleiner,	grösser,
die Mächtigkeit des Palissaden-Parenchyms	kleiner,	grösser,
die Mächtigkeit des Schwamm-Parenchyms	grösser,	kleiner, und
das Trockengewicht	kleiner,	grösser war.

(Ausnahme No. 160 Trifolium badium).

Obgleich die feuchten Standorte dieser Pflanzen alle gegen Süd, Süd-Ost oder Süd-West offen lagen, also die

höchst mögliche Lichtintensität genossen, zeigten ihre Blätter die wichtigsten Merkmale des Schatten-Typus. Der auf relativ trockenem Boden bei Südexposition vorherrschende Sonnentypus der alpinen Laubblätter wird also nicht durch die hohe Lichtintensität als solche hervorgerufen, sondern durch die von der starken Sonnenstrahlung bewirkte Erwärmung des Bodens und der Pflanze, sowie der Herabsetzung der relativen Luftfeuchtigkeit.

Da nun die Pflanzen der feuchten Standorte bei Besonnung jedenfalls ebenso stark oder noch stärker transspirieren als diejenigen weniger feuchten Bodens, kann der Sonnenblatt-typus auch nicht direct auf Erhöhung der Transspiration zurückgeführt werden, sondern muss viel eher als eine Reaktion der Pflanze gegen eine im Verhältnis zur Wasserversorgung starke Transspiration aufgefasst werden.

Trotz der geringen Zahl der in dieser Hinsicht untersuchten Species scheinen mir die bei ihnen constatierten Verhältnisse doch allgemeine Schlüsse zuzulassen, weil diese Pflanzen trotz sonstiger Verschiedenheit der Standorte völlig gleichsinnig reagiert hatten.

d. Die Controverse Leist-Wagner.

Die sich widersprechenden Resultate von Leist und Wagner lassen sich auf Grund meines umfangreicheren Versuchsmaterials grössenteils erklären. So konnte ich feststellen, dass Leist vorwiegend solche Pflanzen untersucht hat, für die das Optimum der Sonnenstrahlung an ihren alpinen Standorten meist schon überschritten war. (Vergl. Bonnier, 1890 S. 544). Er untersuchte also in der Hauptsache Kümmerformen und betrachtete die wenigen von ihm untersuchten Pflanzen, bei welchen dieses Optimum noch nicht überschritten war, als Ausnahmen.

Solche hat aber gerade Wagner fast ausnahmslos

untersucht und im Gegensatz zu Leist nur verschwindend wenige, bei welchen am alpinen Standort das Intensitaets-Optimum der Sonnenstrahlung schon überschritten war. Aus diesen Gründen ist es sehr wohl verständlich, dass sie zu genau entgegengesetzten Resultaten gelangten.

Tatsächlich haben beide Forscher richtig beobachtet, begingen aber den Fehler ihre Resultate, die sie an bewusst oder unbewusst einseitig ausgewählten Pflanzen gewonnen hatten, zu verallgemeinern.

5. Zusammenfassung der Resultate.

a. Dicke der Blätter.

α. *Einfluss der Exposition.*

68 % von den bei Süd-Exposition wachsenden Pflanzen zeigen dickere Blätter als bei Nord-Exposition.

β. *Einfluss der Höhe bei gleicher Exposition.*

68 % meiner Pflanzen zeigen mit zunehmender Meereshöhe eine deutliche Zunahme, 18 % dagegen eine Abnahme der Blattdicke. Bei 8 % bleibt die Blattdicke in verschiedenen Meereshöhen unverändert.

Von den 71 bei Süd-Exposition gewachsenen Pflanzenarten zeigen 53 oder 75 %, von 22 bei Nord-Exposition gewachsenen Pflanzen 14 oder 64 % mit zunehmender Meereshöhe eine deutliche Zunahme der Blattdicke.

γ. *Einfluss der chemischen Zusammensetzung des Bodens.*

Unter den 49 von Kalkboden (Berneroberland) und Urgestein (Oberengadin) stammenden Pflanzen zeigen 31 auf Urgestein, 18 auf Kalk dickere Blätter; die chemische Zusammensetzung des Bodens übt also auf die Dicke der Blätter keinen wesentlichen Einfluss aus.

b. Struktur der epidermalen Bildungen.

α. *Cuticula.*

1. Die alpinen Blätter zeigen eine deutlich stärker entwickelte Kutikula, als die Pflanzen tieferer Standorte.

β. *Epidermis.*

1. Im Allgemeinen ist die Epidermis der Blattoberseite stärker entwickelt als die der Unterseite.

2. Von den 92 untersuchten Pflanzenarten zeigen 50 % eine Zunahme, 23 % eine Abname der Epidermisdicke mit zunehmender Meereshöhe und gleicher Exposition, während 18 % keinen Unterschied aufweisen. Für 9 % konnten keine bestimmten Beziehungen zur Meereshöhe festgestellt werden.

3. Die Schattenblätter der Alpenpflanzen zeigen im Vergleich zu den Sonnenblättern eine viel prägnantere Wellung der Epidermis-Seitenwände.

4. Auffallend ist das seltene Auftreten von Papillen (nur in 4 Fällen).

γ. *Verteilung der Spaltöffnungen.*

1. Die Zahl der Pflanzen mit spaltöffnungsreicherer Blattoberseite nimmt mit zunehmender Meereshöhe zu; trotzdem dominieren sie in der Alpenregion nicht.

2. Die Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite scheint bisweilen ein Familienmerkmal zu sein.

3. Dem Überwiegen der Stomata auf einer Blattseite geht im Allgemeinen eine geringe Dicke der Epidermis dieser Seite parallel.

c. Die Struktur des Mesophylls.

α. *Einfluss der Exposition auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe.*

1. Die Sonnenblätter zeigen sowohl in der Ebene als auch in den Alpen ein mächtiger entwickeltes Palissadengewebe als die Schattenblätter. Bei letzteren ist das Schwammparenchym stärker ausgebildet.

2. 68 % der von mir untersuchten Pflanzen zeigen mit zunehmender Meereshöhe entweder gleich viel oder mehr Palissadenschichten.

β. Einfluss der Feuchtigkeit auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe.

Die Pflanzen von trockenen Standorten zeigen ein mächtiger entwickeltes Palissadengewebe. (Maximum 56 % der Blattdicke) als dieselben Pflanzen von feuchten Stellen (Maximum 35 % der Blattdicke bei Quellenpflanzen, und 44 % bei Pflanzen feuchter Moränen).

d. Verhältnis von isolateralen zu dorsiventralen Blättern.

1. Ob die Blätter der Alpenpflanzen dorsiventral oder isolateral gebaut sind, hängt in weitgehendem Maasse von den Standortsverhältnissen ab.

2. 68 % meiner über 2000 M. gewachsenen Alpenpflanzen zeigen dorsiventralen Bau. Dieser überwiegt also im Gegensatz zu Wagners Behauptung in den Alpen stark.

e. Interzellularvolumen.

1. Für Sonnenblätter von Alpen- und Ebenenpflanzen ist ein Interzellularvolumen von weniger als 21 % des Blattvolumens charakteristisch; ihr Bau ist als dicht zu bezeichnen. Die Schattenblätter von Alpen- und Ebenenpflanzen mit einem Interzellularvolumen von mehr als 22 % sind dagegen locker gebaut. Dieses Verhältnis wird durch die Meereshöhe des Standortes allein nicht beeinflusst.

2. 63 % der von mir untersuchten Pflanzenarten zeigen bei zunehmender Meereshöhe und gleicher Exposition eine Abnahme des Interzellularvolumens, also ein dichteres Gewebe; 26 % dagegen ein Lockerwerden ihres Gewebes.

3. Die aus der Nivalregion (über 2800 M.) stammenden Pflanzen zeigten mit wenigen Ausnahmen ein Interzellular-

volumen von weniger als 21 %, also ein dichtes Blattgefüge.

4. Im Allgemeinen ist mit einer Zunahme des Palissadengewebes bzw. einer Reduktion des Schwammparenchyms eine Abnahme des Interzellularvolumens verbunden.

5. Die Pflanzen von feuchten Standorten (Quellen, feuchten Moränen) zeigen einen lockereren Blattbau, also ein grösseres Interzellularsystem, als dieselben Spezies von trockenen Standorten.

6. Gegenüber verschiedenen Bodenarten (Kalk, Urgestein) verhalten sich die Individuen derselben Spezies im Bezug auf die Entwicklung ihres Interzellularvolumens nicht einheitlich.

f. Frischgewicht und Trockengewicht.

Die Sonnenblätter der Ebene wie der Alpen zeigen im Allgemeinen ein höheres Trockengewicht als die Schattenblätter. Dagegen konnte bei gleicher Exposition kein Einfluss der Meereshöhe auf das Trockengewicht der Blätter festgestellt werden.

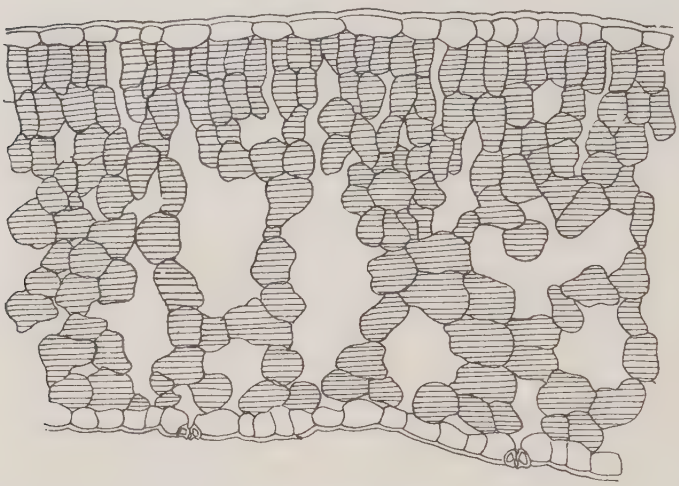
g. Anatomischer Charakter der Pflanzen einiger Standortstypen.

Aus allen diesen Untersuchungen geht hervor, dass auch in den Alpen die Standortsverhältnisse der Pflanzen für die Struktur ihrer Blätter von ausschlaggebender Bedeutung sind. Aus der Untersuchung sonnig gewachsener Quellenpflanzen geht speziell hervor, dass der Sonnenblatt-Typus, welcher für die bei Südexposition gewachsenen Blätter charakteristisch ist, nicht durch die hohe Intensität des Lichts, sondern durch die übrigen mit starker Sonnenstrahlung verbundenen Faktoren (Erwärmung von Boden und Pflanze, Herabsetzung der relativen Luft-Feuchtigkeit) bedingt wird.

Bei der grossen Verschiedenheit der alpinen Standortsverhältnisse ist es deshalb verständlich, dass der Blattbau der Alpenpflanzen grosse Unterschiede zeigt, weshalb eine allgemeine anatomische Charakterisierung der Alpenpflanzen, wie sie von früheren Forschern versucht wurde, nicht durchführbar ist.

Figur I*a*. **Vaccinium Vitis idaea.**

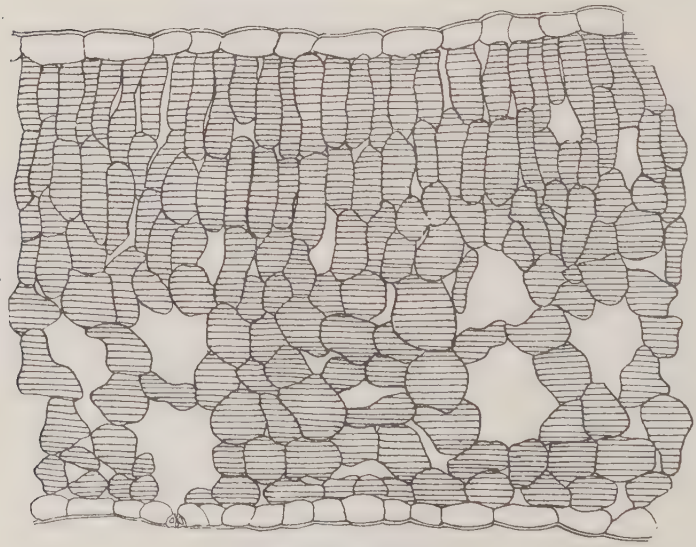
No. 220. Muottas Muraigl. Engadin 2450 M.
Nord-Exposition schattig zwischen Steinen.
Interzellularvolumen 29 %.



Vergrösserung : 200.

Figur I*b*.

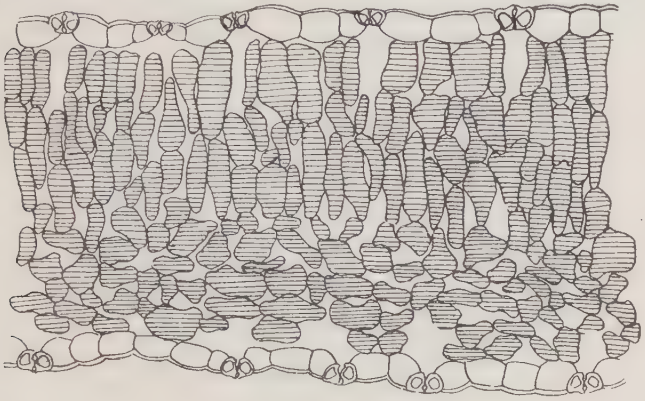
No. 221. Muottas Muraigl. Engadin. 2450 M. trockener Verwitterungsboden. Süd-Exposition.
Interzellularvolumen 14 %.



Vergrösserung : 200.

Figur II*a*. **Hieracium Pilosella.**

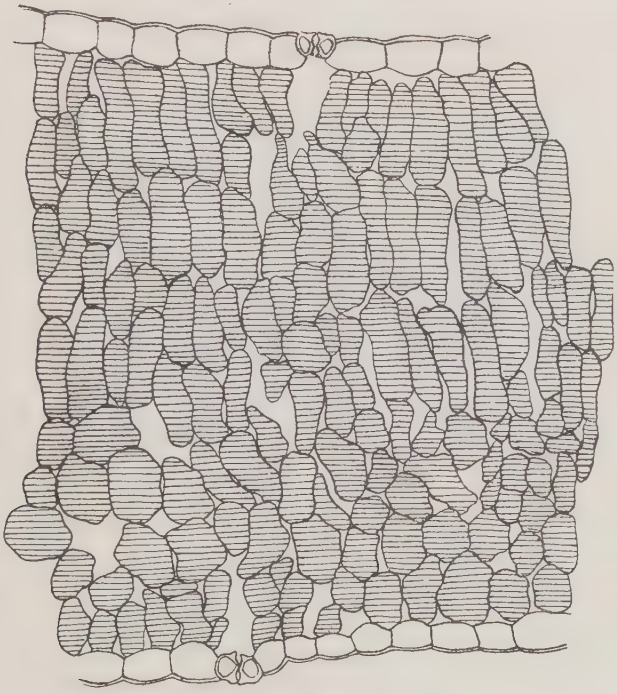
No. 358. Reinacher Heide. Basel. 300 M. trockener Kiesboden. Süd-Exposition. Interzellularvolumen 18 %.



Vergrösserung : 200.

Figur II*b*.

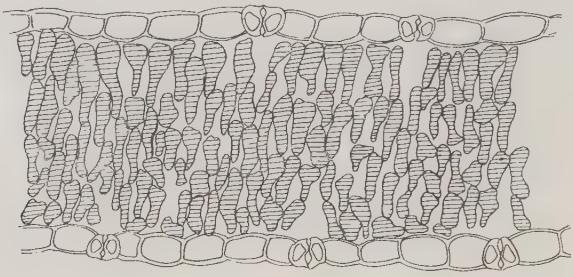
No. 360. Muottas Muraigl. Engadin. 2400 M. Sonniger Wegrand. Süd-Exposition. Interzellularvolumen 11 %.



Vergrösserung : 200.

Figur III*a*. **Hieracium Auricula.**

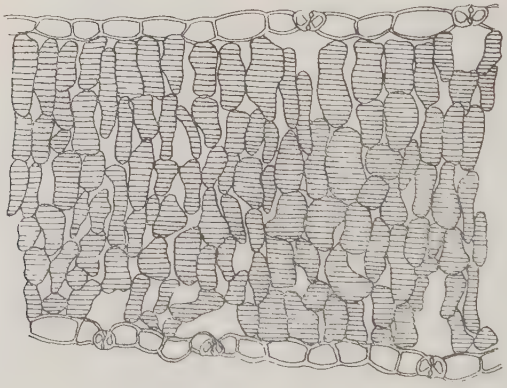
No. 355. Nenzlingen bei Basel. 500 M. Sonniger Wegrand. Interzellularvolumen 21 %. Süd-Exposition.



Vergrösserung : 200.

Figur III*b*.

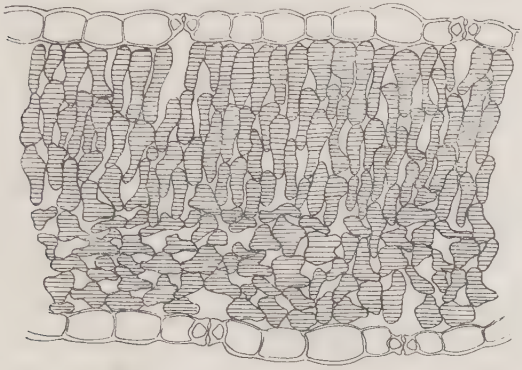
No. 356. Muottas Muraigl. Engadin. Sonniger Wegrand. Süd-West-Exposition. Interzellularvolumen 15 %.



Vergrösserung : 200.

Figur IV*a*. **Chenopodium Bonus Henricus.**

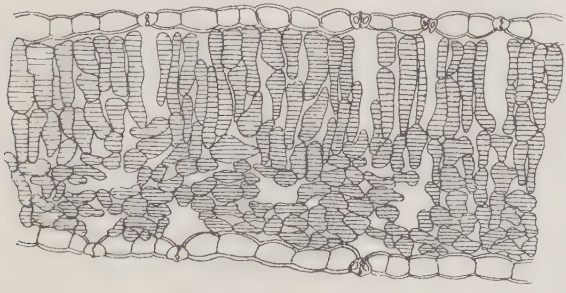
No. 29. Arlesheim bei Basel. 620 M. Süd-Exposition. Interzellularvolumen 14 %.



Vergrösserung : 200.

Figur IV*b*.

No. 30. Muottas Muraigl. Oberengadin 2450 M. Süd-Exposition. Interzellularvolumen 21 %.



Vergrösserung : 200.

Literatur-Verzeichnis.

1890. Bonnier. G. Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Revue générale de Botanique. Tome 12. p. 544.

1895. Bonnier G. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Annales des Sc. naturelles Bot. Série 7. Tome 20.

1901. De Bois. Jul. Het bepalen der gevoelige periode van den invloed van het licht op de structuur der bladschijf. Handelingen van het vijfde Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres (p. 177).

1892. Géneau de Lamarlière. M. L. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Revue générale de Botanique. Tome 14.

1911. Hann. J. Handbuch der Klimatologie. Dritte Auflage.

1866. Kareltschikoff. Über die Vertheilung der Spaltöffnungen auf den Blättern. Moskau.

1914. Kohlrausch, Friedrich. Lehrbuch der praktischen Physik. Auflage 12.

1889. Leist. K. Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Mittheilungen der Naturf. Ges. Bern.

1909. Maurer Jul., Billwiller Rob. jr., und Hess Clem. Das Klima der Schweiz. Huber & Co. — Frauenfeld.

1912. Nordhausen. M. Ueber Sonnen- und Schattenblätter. Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. XXX.

1908. Schroeter. C. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich. Albert Raustein.

1883. Stahl. E. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI, Jena. N. F. IX. 1. 2.

1895. Stenström. K. O. E. Ueber das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten, mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen. Eine kritische pflanzenbiologische Untersuchung. Flora. Bd. 80.

1854. Unger. F. Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wissenschaften. Wien. Mathem. Naturw. Classe. Bd. 12.

1892. Wagner. A. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. Sitzungsberichte der K. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem. Naturw. Classe. Bd. 101. Abt. 1.

1866. Weiss. A. Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 4.

Inhaltsübersicht.

Seite.

1. **Einleitung** 1
2. **Methodik** 5
3. **Anatomische Eigenschaften der Blätter von Pflanzen verschiedener Alpen- und Ebenenstandorte** 10
   - *a.* Dicke der Blätter 10
     - *α. Einfluss der Exposition* 10
     - *β. „ „ Höhe bei gleicher Exposition* 12
     - *γ. Einfluss des Bodens* 16
   - *b.* Struktur der Epidermis 17
     - *α. Dicke der Kutikula* 17
     - *β. „ „ Epidermis* 18
     - *γ. Verteilung der Spaltöffnungen* . . . 20
   - *c.* Struktur des Mesophylls. 25
     - *α. Einfluss der Exposition auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe* 25
     - *β. Einfluss der Feuchtigkeit auf die Ausbildung von Palissaden- und Schwammgewebe* 29
   - *d.* Verhältnis der isolateralen zu den dorsiventralen Blättern in den Alpen 32
   - *e.* Interzellularvolumen 34
     - *α. Einfluss der Exposition* 35
     - *β. „ „ Meereshöhe bei gleicher Exposition* 37

Seite.

γ. *Einfluss der Bodenfeuchtigkeit* . . . 39
δ. „ „ *Bodenart* 40
f. Frisch- und Trockengewicht . . . 41
4. Schlussfolgerungen 43
a. Sonnige und schattige Standorte . . 43
b. Trockene und feuchte Standorte . . 45
c. Der den Sonnenblatt-Typus bewirkende Faktor 45
d. Die Controverse Leist-Wagner . . . 47
5. Zusammenfassung der Resultate 49

HAUPTTABELLE.

Erklärung der Abkürzungen.

Kolonne.

5 Exp. = Exposition; die Himmelsrichtungen wurden mit den gebräuchlichen Abkürzungen bezeichnet.

5 Fl. = flacher Standort.

7 Int. V. = Interzellularvolumen in Prozenten des Blattvolumens.

8 Strukt. = Blattstruktur.
- D. = dorsiventraler Blattbau.
- I. = isolateraler Blattbau.
- I.p = isolateraler Palissadentypus.
- I.s = isolateraler Schwammparenchymtypus.
- Ü.p = Übergangsform zu I.p.
- Ü.s = Übergangsform zu I.s.

9 Pal. Sch. = Palissadenschichten.

15 Kut. ob. = Kutikula der Oberseite.

16 Ep. ob. = Epidermis der Oberseite.

17 Pal. = Mächtigkeit der Palissadenschichten,

18 Schw. = Mächtigkeit des Schwammparenchyms.

19 Ep. unt. = Epidermis der Unterseite.

20 Kut. unt. = Kutikula der Unterseite.

21 Trock. Gew. = Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichtes.

Anmerkung:

Nur die Differenzen zwischen der Anzahl der Stomata auf Ober- und Unterseite wurden für alle untersuchten Pflanzen (in Kolonne 12 und 13) angegeben, die absoluten Zahlen (in Kolonne 10 und 11) dagegen nur für die späteren Bestimmungen, da die Original-Notizen der ersten Zählungen aus Versehen vernichtet wurden.

VITA.

Ich, Paul Louis Lohr von Batavia (Java) wurde geboren am 15. September 1885 als Sohn des verstorbenen Pieter Lohr, Bankdirektor, und seiner Gemahlin Elisa, geborenen van Gennep, beide aus Batavia.

Nach Absolvierung der Primarschule und der höheren Realschule in Haarlem (Holland) erhielt ich im Juli 1905 das Reifezeugnis. Hernach besuchte ich die technische Hochschule in Delft (1905—1906) und die „Suikerschool" (1907—1908) in Amsterdam. Von 1909—1916 war ich als Chef in einer Zuckerfabrik auf Java tätig. Dann bezog ich die landwirtschaftliche Hochschule zu Wageningen (Holland), widmete mich dort während der Jahre 1916—1918 dem Studium der tropischen Landwirtschaft und erwarb mir im Frühjahr 1918 das Diplom eines „Koloniaal Landbouwkundige".

Im Sommer 1917 begann ich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Senn in Basel die vorliegende Arbeit, die ich im Herbst 1918 abschliessen konnte.

Während meiner Studienzeit in Basel besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren:

G. Senn, H. Rupe und C. Schmidt.